

László Zoltán



A *Diplolepis rosae* (Hymenoptera, Cynipidae)
és közösségének vizsgálata

Az e-könyv kiadására a Babeş-Bolyai Tudományegyetem támogatásával
került sor a GTC-UBB-31796 számú kutatási projekt keretében

Publicarea acestui e-book a fost realizată în cadrul proiectului finanţat
de Universitatea Babeş-Bolyai cu numărul GTC-UBB-31796

The publication of this book was supported by a grant of
Babeş-Bolyai University, project number GTC-UBB-31796

Lektorálta: dr. Rózsa Lajos és dr. Tóth Albert

Az e-könyv a szerző PhD-dolgozata, amelynek megvédésére 2007-ben
került sor a Debreceni Tudományegyetemen a Környezettudományi
Doktori Iskola Terrestrial Ökológia programjának keretében, Prof. Dr. Tóthméréz Béla vezetésével

Baza e-book-ului o constituie teza de doctorat a autorului susţinută în 2007
la Universitatea din Debrecen, Programul Doctoral Ecologie Terestră,
Şcoala Doctorală de Ştiinţele Mediului, sub conducerea Prof. Dr. Tóthméréz Béla

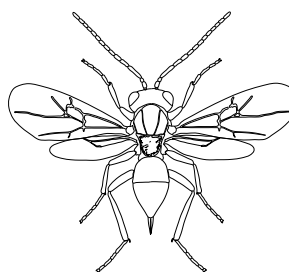
The e-book is based on the doctoral thesis of the author defended in 2007
at Debrecen University, Terrestrial Ecology PhD Programme,
Environmental Sciences PhD School, under the supervision of Prof. Dr. Tóthméréz Béla

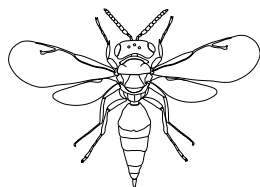
Titlul tezei: *Cercetări asupra insectei galicole *Diplolepis rosae**
(Hymenoptera, Cynipidae) şi a comunităţii parazitice legate de gală

Thesis title: *A study on *Diplolepis rosae**
(Hymenoptera, Cynipidae) and its community

A DIPLOLEPIS ROSAE (HYMENOPTERA, CYNIPIDAE)
ÉS KÖZÖSSÉGÉNEK VIZSGÁLATA

LÁSZLÓ ZOLTÁN





© László Zoltán, 2017

A borítón a *Pteromalus bedeguaris* nőténye látható.

Borítóterv és műszaki szerkesztés:

László Zoltán & László István

ISBN: 978-606-37-0168-9

Universitatea Babeş-Bolyai
Presa Universitară Clujeană
Director: Codruța Săcelean
Str. Hasdeu, nr. 51
400371 Cluj-Napoca, România
Tel./fax: (+40)-264-597.401
E-mail: editura@editura.ubbcluj.ro
<http://www.editura.ubbcluj.ro/>

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	7
KIVONAT	8
BEVEZETÉS	10
A növény (gazdanövény)	10
Herbivoria – gubacsokozók	13
A gubacsok morfológiai diverzitásának vonatkozásai	15
A gubacsok mint a gubacsokozók kiterjesztett fenotípusai	16
Hogyan képződnek a gubacsok?	17
Melyik fél számára előnyösebb a gubacsképzés?	18
A <i>Rosa</i> sp. – <i>Diplolepis</i> sp. rendszerek	20
Albérlődők és parazitoidok	22
Kérdések és hipotézisek	25
Albérlődhatás	25
Gubacsmérethadás	27
A <i>Rosa</i> sp. térbeli eloszlásának hatása a <i>D. rosae</i> általi fertőzöttségre	28
A <i>Rosa</i> sp. téreloszlásának hatása a <i>D. rosae</i> parazitoidjaira	30
ANYAG ÉS MÓDSZER	34
Mintavételezés	34
Aggregációs indexek	36
Statisztikai módszerek	37

EREDMÉNYEK	43
Albérőhatás	43
Gubacsmérethatás	47
A <i>Rosa</i> sp. térbeli eloszlásának hatása a <i>D. rosae</i> általi fertőzöttségre	53
A <i>Rosa</i> sp. téreloszlásának hatása <i>D. rosae</i> parazitoidjainak denzitására	59
ÉRTÉKELES	68
Albérőhatás	68
Gubacsmérethatás	70
A <i>Rosa</i> sp. térbeli eloszlásának hatása a <i>D. rosae</i> általi fertőzöttségre	71
A <i>Rosa</i> sp. téreloszlásának hatása <i>D. rosae</i> parazitoidjainak denzitására	73
Végkövetkeztetések	76
REZUMAT	78
Introducere și ipoteze	78
Materiale și metode	82
Rezultate și discuții	84
Concluzii	89
Mulțumiri	90
SUMMARY	92
Introduction and Aims	92
Methods	93
Results and Discussion	95
IRODALOMJEGYZÉK	99

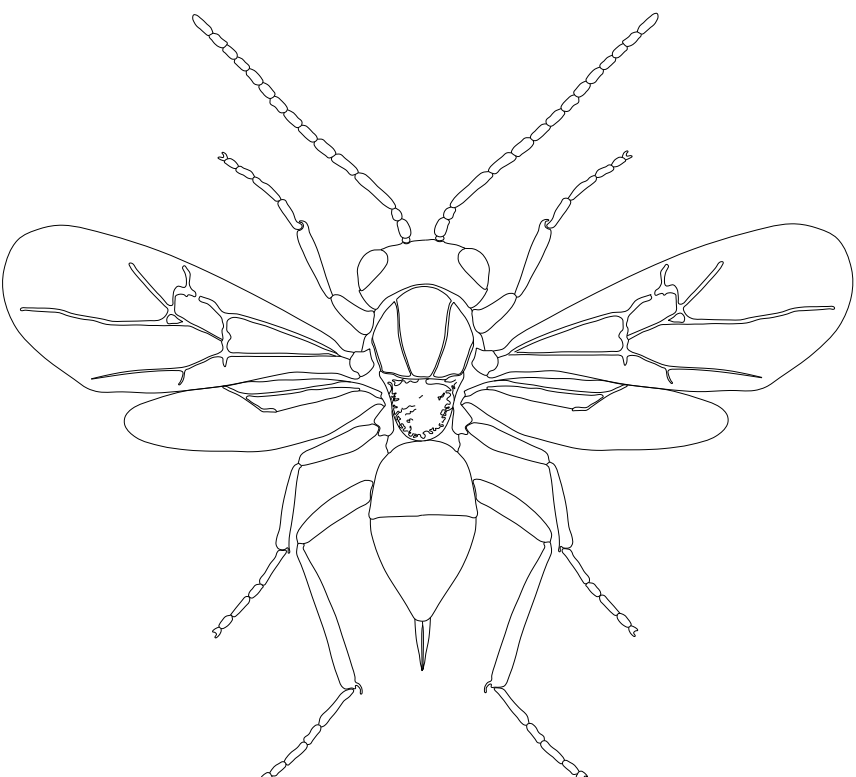
Feleségemnek, Beának és szüleimnek, valamint testvéreimnek tartozom köszönettel a sok éven keresztül nyújtott támogatásért és biztatásokért. Segítségük nélkül mindez nem valósulhatott volna meg. Köszönöm a szakmai támogatást témavezetőmnek, Tóthmérész Bélának, aki óriási lelkesedéssel vágott neki e különleges közösség kutatásának.

A gubacsok lenyűgöző világának személyes felfedezését Mátis Attila barátomnak és szakdolgozati témavezetőmnek, Markó Bálintnak köszönhetem. Elhatározásomat, hogy egyetemi éveim után is parazitikus darazsakkal foglalkozzam Melika George-nak és Mikó Istvánnak köszönöm, akik segítségével nem nyertem volna mélyebb betekintést a gubacsokozók és parazitoid darazsak világába. Köszönettel tartozom a terepi és laboratóriumi munkák során nyújtott segítségért két nagyszerű és lelkes szakdolgozómnak, Kereki Lászlónak és Varga Tamásnak, valamint Lukács Balázs Andrásnak és Takács Péternek.

Kutatásaimhoz támogatást nyújtott az Universitas Alapítvány és a Kutatás-fejlesztési Pályázati és Kutatáshasznosítási Iroda. Hálával tartozom a Magyar Köztársaság Oktatási Minisztériumának, az Erdélyi Magyar Ösztöndíj Tanácsnak, a Márton Áron Szakkolégiumnak és az Agora szolgáltató-irodahálózatnak, akik lehetővé tették tanulmányaim folytatását.

A rózsacserjéken (*Rosa* spp.) élősködő rózsagubacsdarázs (*Diplolepis rosae* Linnaeus, 1758) esetében tanulmányoztam az albérlő hatását, az optimális gubacsméretet, valamint a gazdanövény térbeli mintázatának a gubacsokozó denzitására és a gubacsokozó parazitoidjainak előfordulására gyakorolt hatását. Vizsgálataimat négy éven keresztül végeztem nyolc legeltetett száraz gyepen. Az albérlő jelenléte szignifikáns változásokat idéz elő a közösségen belül, és hatása hasonlít az egykamrás rendszereknél tapasztaltakhoz. Az átlagos kamraszámhoz viszonyítva a gubacsokozó kirepülési sikere hozzávetőlegesen 10%, míg a kirepült parazitoidoké 30%. A kamráknak megközelítőleg 20%-a kirepülni képtelen, elpusztult gubacsokozó és parazitoid imágókat tartalmazott. A növekvő gubacsmérettel a parazitáltság csökkent, a kikelési siker növekedett. A ki nem repült egyedek aránya ettől független volt. A gubacsokozó kifejlődési és túlélési esélyének maximumát biztosító gubacsméret eltért a leggyakrabban előforduló gubacsmérettől. A gubacsméretetek gyakorisága a parazitáltságtól, a kikelési sikertől és a ki nem repült egyedek arányának mértékétől is független volt. A rózsacserjék nagy egyedszám esetében egyenletes térbeli mintázatot mutattak, viszont kis egyedszám vonatkozásában foltokban jelentek meg. A cserjék aggregáltsága pozitívan hatott a gubacsok számára, és negatívan a gubacsok aggregáltságára. A cserjék aggregáltsága és parazitáltsága pozitív összefüggést mutatott. A *D. rosae* általi parazitáltság alacsonyabb volt a rózsacserjék egyenletes térbeli mintázata esetén. A parazitoidok gubacsonkénti abundanciája független volt a gazdanövény és a gubacsok denzitásától. Ugyanakkor a gazdanövény és a gubacsok denzitásától függött a cserjénkénti, illetve a 10 négyzetméterre kiszámított parazitoid abundancia. Ily módon a parazitoidok denzitásfüggése léptékfüggőnek tekinthető.

Kulcsszavak: többkamrás gubacsok, *Periclistus brandtii*, optimális gubacsméret, aggregáltság, diszkrepancia, foltosság, prevalencia, fitness, términtázat.



A gubacsok a növény- és állatvilág határán elhelyezkedő lenyűgöző képződmények, melyek formagazdagságukkal és titokzatosságukkal kutatók sokaságának keltették fel az érdeklődését. A figyelmes természetbúvárokat történelmi idők óta lenyűgözik a növények és állatok közötti kapcsolatok. Gazdasági szempontból a gubacsok még a XX. század elején is nagy jelentőséggel rendelkeztek, mivel belőlük nyertik ki a ruhafestés, bőrcserzés, valamint a tintagyártás nélkülözhetetlen kellékét, a csersavat. Napjainkban közvetlen gazdasági jelentőségük már nincs, ellenben tudományos szempontból igen fontosak, mivel a növény- – herbivor- – parazitoidrendszerek modelljeiként szolgálnak.

Vizsgálatuk a táplálékláncok működésének könnyebb és jobb megértését eredményezi, így az integrált növényvédelem számára pótolhatatlan információkat szolgáltatnak. A növény – herbivor kapcsolatok működésének megértése rendkívüli fontosságú, mivel csakis környezetünk részletes megismerésével leszünk képesek a természetes és veszélyeztetett ökoszisztémák megőrzésére, védelmére és fenntartására.

Régi idők növénytermesztői felismerték a növényevő rovarok kártételét és hasznát is. Megfigyelték, hogy egyes rovarok csak bizonyos növényfajokat fogyasztanak, és, hogy különböző rovarok teljesen más táplálkozási módszereket alkalmaznak. Egyesek csak levelekkel, mások levelekkel és szárral, míg ismét mások különös és meglepő képződményekkel táplálkoznak. Ma már tudjuk, hogy ezek a képződményeket a rovarok által okozott gubacsok, és a megismerésük épp oly lenyűgöző a modern kutató számára, mint az ősi emberek számára volt, akik azért bontották fel a gubacsokat, hogy a bennük fejlődő lárvákat elfogyassák.

A rovarok által okozott gubacsokat tanulmányozó tudományágat *cecidológiának* nevezik, és e tudomány művelésének gyökerei egészen az ősi időkre vezethető vissza. Hippokratész (Kr.e. 460-ban) volt az első, aki olyan módon írta le a gubacsokat, hogy kapcsolatba hozta őket a bennük levő rovarokkal. Írásából tudjuk, hogy a gubacsokat gyógyítási és táplálkozási célokra használták mintegy 2500 éven keresztül. Sokféle gubacs tartalmaz magas koncentrációban tannint, amiből a tanninsavat készítették baktericidként vagy fungicidként való felhasználásra, gyorsítandó a gyógyulás folyamatát. Az észak-amerikai bennszülöttek úgy hasznosították a rózsacserjéken talált nagyméretű gubacsokat, hogy kettészelték és ráhelyezték a sebekre (St. John, 1998). A tölgygubacsokat pedig azért gyűjtötték, hogy a belőlük kivont tannint felhasználják a bőrcserzéshez, a bőrfestéshez és a tinta előállításához.

A növény (gazdanövény)

A növények valamennyi interakciója modulok által valósul meg, amelyeknek térbeli eloszlása alakítja ki a strukturális diverzitást. Ez utóbbi adja az architektúrális

komplexitást, amely közvetlenül meghatározza a növények közötti, illetve a növény-fitofág kapcsolatot. A fitofággal való kapcsolat az észrevehetőség révén nyilvánul meg. Az észrevehetőség (apparencia) a növény talaj feletti és talaj alatti bonyolultságára, a strukturális diverzitásra és a fitofág felé irányult elérhetőségre (vizuális inger, kémiai inger) egyaránt vonatkozik. A növények moduláris jellege lehetővé teszi az úgynevezett kompenzációs választ (amelyet a növény a herbivorok hatására bekövetkezett kedvezőtlen életfeltételekre való válaszreakcióként alakított ki, pl. defoliálás esetén). A szukcesszió folyamán a növények architektúráis komplexitásának mértéke az egész növényállományra nézve növekedik.

A növénynek a herbivor szempontjából legfontosabb tulajdonsága a kémiai összetétele, amelynek kialakításában a primer és a szekunder anyagcsere vesz részt. A herbivor szempontjából a tápnövénykör meghatározásában a másodlagos anyagcsere termékei játszanak szerepet. A növényeket a szekunder anyagcsere termékek hatalmas diverzitása jellemzi (Theis és Lerda, 2003). A legtöbb anyag magára az előállító növényre is veszélyes, ezért elkülönítetten, inaktív formában kerülnek tárolásra. A másodlagos növényi anyagok nemcsak a herbivorok elleni védekezést szolgálják, hanem egy másik növényfaj egyedei elleni védekezésben, a vele való kompetícióban is jelentős szerepet játszanak (allelópátiák). A másodlagos anyagcsere termékek előállítása igen költséges. A növényekben termelődő másodlagos anyagcsere termékek mennyisége és minősége jelentős változékonyságot mutat földrajzi hely, kitettség, évszak, napszak, a növény fejlődési állapota, víz- és tápanyagellátás, növényi testrész, és szövet szinten. A másodlagos anyagcsere termékek mennyisége a növényekben igen változó (alkaloidok, szaponinok, glükozinolátok, cianogén anyagok). Egyes növényi szövetekben is jelentős mennyiségi változásokat mutatnak egyes másodlagos anyagcsere termékek (flavonoidok között a rutin és a cersav). Bizonyos másodlagos anyagcsere termékek változó mennyiségeket mutatnak egy vegetációs periódus alatt is.

A herbivorokkal szembeni növényi rezisztencia kialakulása koevolúció folyamán mehet végbe (Ehrlich és Raven, 1964). Ez annyit jelent, hogy sok esetben a növénycsoportok rokonsági viszonyai összeegyeztethetőek a herbivorok rokonsági kapcsolataival. A tápnövények rokonsági köre radiáció következtében alakulhatott ki, amelyet a fitofág rovarok szelekciós nyomása következtében megjelenő új másodlagos növényi anyagok tettek lehetővé. Amíg ezek az anyagok hatékonyak voltak a korábbi fitofág ellen, addig a növények herbivormentes adaptív zónában léteztek. A fitofágok viszont rövid időn belül olyan tulajdonságokkal kezdtek rendelkezni, amelyekkel ezeket a növényeket is el tudták érni és fel tudták használni. Viszont olyan elméletek is napvilágot láttak, amelyek szerint a rovarok (herbivorok) nem okozói a növények evolúciós változásainak, hanem egyszerűen csak a követői (Jermy, 1984). A növények

radiációjának a háttere az említett összefüggéseket is figyelembe véve sokkal komplexebb is lehet. A diffúz koevolúciós elmélet szerint a növények egymás közötti, valamint a növények és herbivorjaik közötti (emlősök és rovarok) kölcsönhatások egyidejűleg hatnak (Futuyama és Slatkin, 1983).

Ami az ellenállást illeti, a növények szempontjából három alapvető hatást különböztethetünk meg (van Emden, 2002): (1) antixenózis – a fogyasztó szervezet magatartását befolyásoló hatás (kémiai anyagok, alakbeli tulajdonságok általi elriasztás); (2) antibiózis – a fogyasztóra gyakorolt fiziológiai hatás (mérgezés, fejlődési stádiumok gátlása); (3) tolerancia – a veszteségekhez alkalmazkodik a növény, képes elviselni azokat. A herbivorok táplálékpreferenciája szempontjából megkülönböztetjük a növényi rezisztencia vertikális, illetve horizontális jellegét. Vertikális rezisztenciának nevezzük azt, amikor ez egy bizonyos biotípussal (egy herbivor rovarfaj azon genetikailag is elkülöníthető populációja, amely egy bizonyos rezisztens gazdanövénnyel szemben preferenciát mutat) szemben alakul ki. Horizontális rezisztenciának nevezzük, amikor ez több biotípusra vagy fajra is vonatkozik. A növényi rezisztencia mechanizmusának szempontjából elkülöníthető a fizikai, illetve a kémiai rezisztencia. A fizikai rezisztencia a herbivornak a növényhez való hozzáférését (tüskék, tövises és szőrök) és fogyasztathóságát (a keménységnek a fogak kopásában játszott szerepe – pászitfüvek) befolyásolja, míg a kémiai a herbivorok tápanyagainak alacsony szintjét (elsődleges anyagcseretermékek), magas másodlagos anyagcseretermék-koncentrációt (mérgezés, emészthetőség megnehezítése és fiziológiai gátlás) jelent. Ami a növényi rezisztencia kialakulásának módját illeti, megkülönböztethető a konstitutív és az indukálható rezisztencia. A konstitutív rezisztencia az állandó tulajdonságokkal kapcsolatos, mint amelyek a másodlagos anyagcsere állandó termékei. Az indukált rezisztencia pedig az ideiglenesen képződő anyagcseretermékek révén valósul meg, amelyek külső behatás eredményeképpen jönnek létre.

A növényi közösségek herbivorok szempontjából meghatározó két döntő dimenziója az időbeliség és a térbeliség (Crawley, 1997). Az időbeliség a stabilitásra utal, míg a térbeliség a biomassa mennyiségére és a növényi közösség szerkezetére vonatkozó mutatókra, a strukturális diverzitásra, az architektúrális komplexitásra, a növények egyedi jellegeire és a térbeli eloszlására. Ami a térbeli eloszlást illeti, megkülönböztetünk egyenletes, illetve csoportos (aggregált) eloszlást (Crawley, 1997). A tömeges megjelenés az egyedre jutó veszély csökkentését is segíti. Ilyen tekintetben figyelemre méltó példa a növényfajok egy részénél megfigyelhető tömeges természetes évek, illetve a közbeeső években a termés hiánya. Például a tölgyeknél a „makkos évben” egy populáció egyedei egyszerre teremnek, és átlagon felüli mennyiségben (masting). Így ebben az évben egy maximális magpredátor-mennyiséget képes

ellátni. Az ezt követő évben kisebb lesz vagy teljesen elmarad a termés, ezért a hirtelen megnövekedett magpredátor-populáció éhezni fog, és nagy része elpusztul (Koenig és Knops, 2002; Selås, 2004). Ugyanilyen tömeges előfordulás figyelhető meg egyes gubacsokozó darazsak esetében is, amelyek tölgyeken okoznak gubacsokat. Többéves ciklusokban gradációkat mutatnak, a közbeeső években pedig nagyon kis egyedszámban jelennek meg. Ezt a jelenséget vélhetőleg össze lehet kapcsolni a magpredátorok, illetve a parazitoidok elleni védekezéssel. Ezért felvethető, hogy a *masting* jelenséget a magpredátorok által okozott szelekciós nyomás váltja ki.

Herbivoria – gubacsokozók

A herbivoria általános és összefoglaló fogalomként a zöld növény fogyasztását jelöli. A herbivoroknak vitathatatlanul nagy a jelentőségük a közösségekben. A szárazföldi és vízi közösségekben hasonló szabályok jellemzőek, így a kutatók nem tesznek különbséget az élőhelyek minősége szerint a növényfogyasztás jellege között. Célszerű viszont a nagytestű (legelészők, általában emlősök) és kistestű (általában rovarok) herbivorok elkülönítése. E nagy csoportokon kívül specializáltabb csoportokat is el lehet különíteni, mint például a magpredátorok (madarak, magevő rovarok) és a gubacsokozók (nagyrészt rovarok).

Szárazanyagban mérve a herbivorok a nettó növényi produkció mintegy 10%-át fogyasztják el (pl. Leigh és Windsor, 1982). A növény azonban sok herbivor szempontjából nemcsak táplálékforrást, hanem rejtőzőhelyet, alvó- illetve randevűhelyet és territóriumot is jelent. A növény – herbivor kapcsolatok extrém esetekben már a mutualizmus körébe tartoznak, mint például a fügedarazsak és a füge, vagy a jukkamoly és a jukka kapcsolata. A táplálkozás helye igen változatos lehet, de ez leginkább a fitofág rovarok esetében jellemző.

A növényevő szervezetek számára, a legtöbb esetben, a nagyobb zöld növényi tömeg olyan vizuális ingert jelent, melyre közeledési válasz indukálódik, habár, egyes esetekben a növényállomány közelében már a kémiai ingerek hatása válik jellemzővé. A herbivorok táplálékkeresési viselkedését ritkábban a távolra, gyakrabban a közelre ható szaglási, de főként kémiai ingerek irányítják. A nagytestű herbivorok között sokkal nagyobb számban fordulnak elő generalista fajok, míg a fitofág rovarok java része specialista. Ezzel szemben szép számban fordulnak elő polifág növényevő rovarok is. A specializáltság mértékét a mono-, oligo- és polifág kategóriákkal szokták jellemezni. A polifág több, az oligofág egyetlen növénycsalád fajain táplálkozik, míg a monofág csak egy faj egyedein. A gubacsokozó darazsak és kétszárnyúak általában az oligofág herbivor rovarok csoportjába tartoznak, akad azonban monofág gubacsokozó is, például a Cynipidae család egyes fajai. A fitofág rovarok körében

a lárvakori tápnövényt a tojásrakó nőstény határozza meg választásával. A nőstény preferenciaspektruma rendszerint szűkebb, mint a lárváé azon képessége, hogy más növényfajokban is felnevelkedjen. Ilyen módon lehetségessé válik, hogy az oligofág rovarok alternatív tápnövényfajokat is fogyasszanak, ha az eredeti elfogy, vagy ha erre alkalom adódik.

A herbivorok hatását a növény különféle módokon tolerálja, ha a hatás nem annyira súlyos, hogy a növény pusztulását okozza. A kompenzáció olyankor fordul elő, ha a káros hatás nem akkora mértékű, hogy a növény normális életfolyamataiban jelentős változást okozzon, és a növény képes pótolni az elveszett vagy károsodott részeket. A tökéletes kompenzáció azonban ritka, és a kimenetet a károsított szövet mennyisége és a hatás ismétlődése határozza meg. Számottevő növényi károsodás akkor tapasztalható, ha a növényi produkció nem lineárisan, hanem annál gyorsabban csökken a herbivoria következtében (például, ha a herbivor kórokozókat juttat a növénybe, és/vagy, ha megváltoztatja a növény versenyképességét a növényi populációban).

Nagymértékben specializálódott, parazitizmusnak is minősíthető kapcsolatot mutatnak a növényekkel a gubacsokozó rovarok. Tágabb értelemben gubacsnak nevezzük mindazokat az idegen szervezetek által a növényen okozott burjánzásokat, amelyek az őket kiváltó szervezetek részére táptalajul szolgálnak. Több rovarcsoport mintegy 13 000 faja okoz gubacsokat, amelyeket más rovarok által képezett bűvő- és táplálkozóhelyektől (sodort levelek és levélaknák) úgy lehet leginkább megkülönböztetni, hogy aktív növényi sejtdifferenciálódás és sejtképződés indul be (Shorthouse és Rohfritsch, 1992). Az Észak- és Közép-Európából ismeretes nagyszámú gubacsot gubacsszúnyogok, levéldarazsak, levéltetvek, bogarak, gubacsatkák, gombák és más szervezetek hozták létre. A gubacsok képződése tulajdonképpen rendellenes szövetfejlődés, amelynek folyamata a gubacsokozó, a gazdanövény, a növényi rész helye és a gubacsképződés ideje szerint változik. Az ágakon, száron, kergén és gyökéren képződött gubacsok szöveti felépítése különbözik a levélen, virágon képződöttétől. Az előbbieket felépítése sokkal szilárdabb, míg az utóbbi említetteké szivacsosabb, puhább. Azok a gubacsok, amelyek az áttelelést biztosítják, sokkal bonyolultabb felépítésűek, mint a kora tavasziak, amelyek csak rövid ideig szolgálják a gubacsokozók védelmét. A gubacsok felépítésében általában minden esetben ugyanazt a rendszert találjuk (1. ábra). A legbelső rész a kamra, amelyben a gazdaállat fejlődik, ennek külső rétege elfásodott, belső rétegei viszont puhák és tápanyagban gazdagok, ugyanis ezekből táplálkozik a gubacsokozó. A kamra körül található szövetek különböző vastagságúak lehetnek, és a szilárdságuk is változik, annak függvényében, hogy a gubacsnak milyen szerepe van a gazdaállat életében. A legkülső réteg az epidermisz, amely legtöbb esetben különféle képleteket

visel (pl. tüskék, szőrök), felülete ragacsos vagy pedig sima (ezek szerepe nagyrészt a gubacsokozók védelmében nyilvánul meg). Miután a gubacsok beértek, egyesek lehullanak, míg mások a gazdanövényen telelnek át.

A gubacs falát átszövik a növény edénynyalábjai. Ezek biztosítják a lárva állandó táplálékellátását. Amikor a lárva kifejlődik, a gubacs nem növekszik tovább, veszít a nedvességtartalmából, összezsugorodik és elfásodik. Ezek után sok gubacs leválik a növényi szervről, és lehull a talajra. Egyes fajok gubacsai a növényeken telelnek át és sok évig láthatóak. A gubacs érése után a kikelő darázs elkészíti a röpcsatornát, olyan módon, hogy a külvilágtól csupán egy vékony hártya választja el, majd a megfelelő hőmérséklet hatására kibújik a nyíláson. A röpcsatorna kirágása nem mindig sikeres, gyakran lehet találkozni a járatban elpusztult imágóval (Ambrus, 1974).

A gubacsok alakja nagyon változatos. A gubacs habitusa az őt okozó faj és a gazdanövény szerint fajonként jellemző. A normális növekedésű gubacsok a fejlődés különböző szakaszaiban eltérő alakúak lehetnek. A különböző fejlettségű, de ugyanazon fajhoz tartozó gubacsok felismerése bonyolult lehet (Ambrus, 1974), habár ez inkább a tölgygubacsok esetében jellemző (ahol a magas a fajok száma). Ha a gubacsokozó lárva fejlődés közben elpusztul, megáll a gubacsképződés, és így a félbemaradt növekedésű gubacs nem hasonlít a faj jellegzetes gubacsához. Előfordulhat az is, hogy a lárvát élősködő (parazitoid) támadja meg és pusztítja el, ilyenkor a gubacsból a parazitoid repül ki. A gubacs alakja torzulhat akkor is, ha a növényi részen nincs elegendő hely a kifejlődéshez, ugyanis ilyenkor ikergubacsok keletkeznek. Ha ugyanarra a rügyre más-más gubacsokozó faj rakja petéit, helyszűke miatt a két-három gubacs a fejlődés során összenő. A gubacs fejlettségét és nagyságát számos tényező befolyásolhatja. Ha a gazdanövény fejlődéséhez szükséges tényezők biztosítottak, akkor a rajta fejlődő gubacsok fejlődése is garantált. Ha a gazdanövény fiziológiai és egészségi állapota gyenge, előfordul, hogy a gubacsok sokkal nagyobb számban jelennek meg rajta. A gubacsokozás következtében szabad út nyílik más élősködők megtelepedésének, gombás fertőzéseknek is.

A gubacsok morfológiai diverzitásának vonatkozásai

A gubacsokozás a rovarrendek között, és azokon belül is többször kialakult az evolúció során (Shorthouse és Rohfritsch, 1992). Nagyszámú gubacsokozó faj jelenik meg már a 300 millió éves kőületekben is (Ronquist és Liljeblad, 2001). A gubacsképzés látszólagos sikeressége, mint élettörténeti vonás, vitákat váltott ki a gubacsképzés, valamint a gubacsok morfológiájának adaptív jellegét tekintve (Cornell, 1983; Price és mtsai., 1987). A viták alapját azok a megfigyelések képezik,

amelyek szerint a rovargubacsok olyan szövettípusokat tartalmaznak, amelyek hiányoznak a gubacs nélküli gazdanövényből, és akár egy gubacson belül is nagy változatosságot mutatnak. Így egy gubacsokozó csoporton belül a szerkezetek diverzitása és komplexitása óriási (Stone és Schönrogge, 2003). A gubacsok alakja és szerkezete a nyitott betüremkedésektől és öblösödésektől a többretegű, a gubacsokozót magába záró gubacsokig nagy változatosságot mutat. A zárt gubacsok az egyszerűbb felépítésűektől (fügedarazsak és jukkamolyok gubacsai) a bonyolultakig (különböző típusú szöveteket magukban foglalóak) nagyszámú típust mutatnak. A legkomplexebb gubacsokat a gubacsdarazsak (Hymenoptera: Cynipidae) és a gubacsszúnyogok (Diptera: Cecidomyidae) okozzák. Ez a nagy változatosság a következő kérdéseket veti fel: (1) A gubacsok felépítése alkalmazkodás következménye-e (adaptív), és ha igen, milyen tényezők hatnak rá? (2) Milyen mértékben lehet a gubacsok morfológiai különbségeit gubacsokozó csoportok közötti kiválogatódás révén magyarázni? Hogy ezeket a kérdéseket meg tudjuk válaszolni, tudnunk kell, hogy milyen mértékű a gubacsokozó és a gazdanövény hatása/szerepe a gubacsképződésben, és hogy a gubacsok felépítésében bekövetkezett változások milyen mértékben járulnak hozzá a gubacsokozó fitneszéhez (Stone és Schönrogge, 2003).

A gubacsok, mint a gubacsokozók kiterjesztett fenotípusai

A gubacsképzés molekuláris alapja a rovarok esetében nem ismert, ezért a gubacsokozó, valamint a gazdanövény szerepe a gubacsképzés mechanizmusában csak közvetett módszerekkel tanulmányozható (Stone és Schönrogge, 2003). A gubacsképzés molekuláris alapjának ismerete azért bír kiemelkedő fontossággal, mert hiányában nem zárható ki, hogy a gubacsok morfológiai diverzitásának meghatározásában inkább a gubacsokozó és a gazdanövény interakciója játszik szerepet, mint a különböző környezeti tényezők hatásai által kiváltott szelekciós nyomás. Úgy tűnik, a gubacsokozók inkább paraziták, mint herbivorok, és a gubacsképzés legtöbb aspektusát ők uralják. A gubacsokozóknak a gubacs morfológiájának meghatározásában játszott szerepe amiatt is meghatározó, hogy egy taxonómiai csoport egyedei által indukált gubacsok ugyanabban az időben és ugyanazon a gazdanövényen különböző képződményeket képesek létrehozni (Nyman és mtsai., 2000; Waring és Price, 1989; Stone és mtsai., 2002). Gubacsokozó levéltetvek, szúnyogok és tripszek esetében a gubacs alakját az indukáló rovar táplálkozási típusa határozza meg (Shorthouse és Rohrfritsch, 1992; Crespi és mtsai., 1997; Forster és Northcott, 1994; Crespi és Worobey, 1998). Más csoportok esetében a gubacsokozók filogenetikai mintázataiból lehet következtetéseket levonni a gubacsokozó szerepét illetően. Ha a gubacsokozó génjei határozzák meg a gubacs felépítését, akkor a taxonómiailag közelálló fajoknak hasonló gubacsokat kell indukálniuk.

Az adaptív jelleg a gubacsokozó szempontjából akkor releváns, amikor a konvergens evolúció következtében két faj gubacsaira hasonló felépítés jellemző. Az utóbbi években végzett filogenetikai kutatások azt mutatják, hogy a levéltetvek (Stern, 1995), tripszek (Morris és mtsai., 2002), levéldarazsak (Nyman és mtsai., 2000) és gubacsdarazsak (Stone és Cook, 1998; Cook és mtsai., 2002) esetén a rovar határozza meg a gubacsmorfológia jelentős aspektusait. Habár a gazdanövénynek is jelentős hatása van a gubacsjellemzők meghatározásában (Abrahamson és Weis, 1997; Whitham, 1992), a rendelkezésre álló bizonyítékok a gubacsok szerkezeti diverzitását a gubacsokozónak tulajdonítják, és mint a gubacsokozók kiterjesztett fenotípusát értékelik (Dawkins, 1982).

Hogyan képződnek a gubacsok?

Az egyedüli gubacsok, melyek indukciójának molekuláris alapjai ismertek, baktériumok által okozott gubacsok. Ilyenek például az *Agrobacterium tumefaciens* (Davey és mtsai., 1994) vagy a nitrogénfixáló *Rhizobium* és *Frankia spp.* (Denarie és mtsai., 1996). Az *Agrobacterium tumefaciens* a gazdanövény szöveteit átalakítja egy plazmid DNS növényi sejtekbe való exportálása révén, és így a gubacs indukciója a bakteriális gének expressziója révén valósul meg (Denarie és mtsai., 1996). A *Rhizobium* és *Frankia spp.* jelmolekulákat (kitoooligoszacharid), Nod-faktorokat juttatnak a növényi plazmid DNS növényi sejtekbe való exportálása révén, és így a gubacs indukciója a bakteriális gének expressziója révén valósul meg (Denarie és mtsai., 1996). A *Rhizobium* és *Frankia spp.* jelmolekulákat (kitoooligoszacharid), Nod-faktorokat juttatnak a növényi sejtekbe. A Nod-faktor-szerű molekulák a növényi sejtekben jelen vannak, és hatásaik a szomatikus embriogenezisben is megnyilvánulnak. A gubacsképződés mechanizmusának megismerése ilyen módon alapvető növényi egyedfejlődési folyamatok megértése szempontjából is fontos lehet (Denarie és mtsai., 1996).

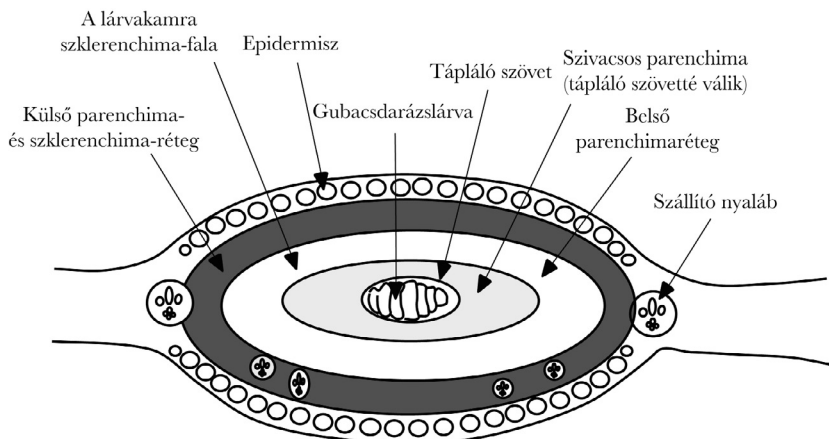
A gubacsokozók különböző gubacsindukáló anyagokat juttatnak a gazdanövény sejtjeibe, amelyeket tartalmazhat a levéltetvek növénybe juttatott váladéka, a petéket rakó nőtény tojócsövén keresztül bejuttatott váladéka, (*Pontania* levéldarazsak esetében) és a gubacsdarazsak lárváinak ismeretlen eredetű váladékai (Shorthouse és Rohfritsch, 1992; Highton és Mabberly, 1994). Ezek hatásának természete és módja az azon növényi fejlődési útvonalak, amelyekre ezek hatnak, mindmáig tisztázatlanok. A különböző növényi növekedési hormonok és a hozzájuk hasonló molekulák azok a jelmolekulák, amelyekről valószínűnek tartják, hogy tényleges hatásuk lehet. Ilyenek lehetnek az indol-3-ecetsavhoz (IAA) és más *auxin*okhoz, a zeatinhoz és más *citokinin*ekhez hasonló molekulák (Shorthouse és Rohfritsch, 1992; Cornell, 1983; Abrahamson és Weis, 1997).

Specifikus rendszerekre jellemző jelmolekulák az aminosavak (általában a levéltetveknél, különösen a *Phylloxera* (Schaller, 1969) esetében) és a fehérjék (*Pontania* levéldarazsoknál (Higton és Mabberly, 1994)), esetleg mutualista vírusok (Cynipidae darazsak (Price és mtsai., 1987)). Ez utóbbi esetében DNS-transzfer révén történhet a gubacs indukciója. Három jelentős kihívás rejlik a jelmolekulák azonosításában. A legtöbb gubacs esetében különösen bonyolult megfelelő vizsgálatokat beállítani a növényi szövet reakcióinak követésére. Egyes esetekben nagyon általános kísérletet végeztek a specifikus hatóanyagok hatására vonatkozóan; például, kimutatták, hogy a zab (*Avena sativa*) esetében a hajtások csúcsához gubacskivonatot adagolva ezek növekedése serkenthető. Másodsorban a gubacsokozók olyan jelmolekulákat alkalmazhatnak, amelyek nagyon hasonlítanak az általános növényi hormonokhoz (flavonoidok és polifenolok, mint pl. a cersav metil-észterei (Abrahamson és Weis, 1997; Mendez és Mato, 1997), így rendkívül nehéz ezeket elkülöníteni. Végezetül pedig, a növénybe juttatott jelmolekulák a gazdaszervezet reakcióinak kaskádját indíthatják be, ezért nagyon fontos lenne az elsődlegesen gubacsindukáló folyamatok szétválasztása a másodlagos növényi reakcióktól (Schönrogge és mtsai., 2000). A kutatások elsődleges célja a különböző gubacsokozó fajok gubacsainak felépítése közötti különbségeket okozó szövetfejlődés alapjainak megértése és az ugyanazon a gazdafajon található gubacsok különféle fejlődési útvonalaiknak felfedése (Stone és Schönrogge, 2003).

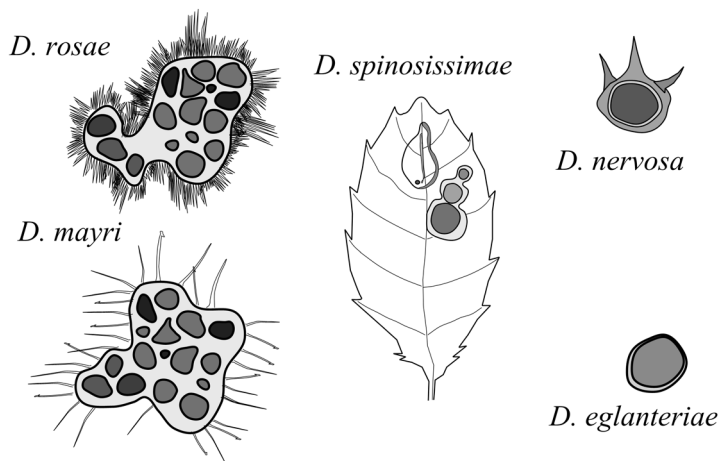
Melyik fél számára előnyösebb a gubacsképzés?

A gubacsok a gubacsokozó, a gazdanövény, vagy mindkettő alkalmazkodásának végeredményét is képviselhetik. Eredetileg úgy gondolták, hogy a gubacsok a növény védekezésének eredményeképpen alakultak ki, ilyen módon próbálta a gazda a fogyasztót szervezetének egy meghatározott pontjára kényszeríteni, így csökkentve a herbivor kártételét (Cornell, 1983; Price, 1987). Mindenesetre a gubacsokozók sikere és a gubacsoktól való függőségük azt mutatja, hogy ebből a kapcsolatból hasznuk származik. Egyre több kísérleti bizonyíték mutatja, hogy a gubacsokozók képesek a növény forrásait a saját hasznukra átirányítani. A gubacsokozók képesek a gazda tápanyagait és anyagcseretermékeit a megfelelő növényi szövetbe felhalmozni, növelve a megtámadott növényi részek fotoszintézisét és megmozgatva a szomszédos szövetekben található forrásokat (Stone és mtsai., 2002; Witham, 1992; Fay és mtsai., 1993). Annak ellenére, hogy a legtöbb gubacsokozó rovar parazita, két alaposan feltárt esetben ((Agaonidae fügedarazsak (Machado és mtsai., 2001; Cook és Rasplus, 2003); jukkamoly (Pellmyr és Leebens-Mack, 1999; Pellmyr és Krenn, 2002)) kimutatták, hogy ez a kapcsolat mutualisztikussá is válhat.

1. ábra.
Gubacsdarazsak
(Hymenoptera:
Cynipidae) által okozott
gubacs általános szöveti
felépítése (Stone és
Schönrogge, 2003 után).



2. ábra.
A Nyugat-Palearktiszon
előforduló, a *Diplolepis*
génusz fajtái által okozott,
gubacsok.



Mindkét csoport gubacsai a gazda (füge és jukka) reproduktív szövetein képződnek, de a rovarok magasan specializált pollenvektorok. A fügedarazsak és a jukkamolyok erős viselkedési és morfológiai adaptációt mutatnak a megporzás hatásfokának növelésére (Cook és Rasplus, 2003; Pellmyr és Krenn, 2002), jelezvén a mutualisztikus kapcsolat régiségét. Ebben az esetben a mutualizmus befektetés-haszon mérlege a gubacsokozó javára dől el (Thompson és Cunningham, 2002), és a megporzást nem végző parazitikus gubacsokozók jelenléte mindkét rendszerben azt mutatja, hogy az élősködés a sikeresebb (Cook és Rasplus, 2003; Pellmyr és Krenn, 2002).

De vajon a gubacsokozók tényleg károsítják a gazdanövényeket? Sok gubacsokozó tönkretesz bizonyos növényi részeket (pl. virágokat és magvakat), amelyek egyértelműen csökkentik a gazda rátermettségét, és verseng a tápanyagokért a többi növényi szervvel szemben. De ezeknek a hatásoknak a következményei a gazdanövény-populációra nehezen mérhetőek (Stone és mtsai., 2002; Abrahamson és Weis, 1997; Thompson és Cunningham, 2002; Yu, 2001). A gubacs képzésének költsége közvetett módon levezethető a gazdanövény specifikus reakcióinak mérésével, amelyeket a gubacs képzése ellen intéz, és amelynek következtében a gubacsokozó arra kényszerül, hogy a növény legyőzésére szelektálódjon, ami nyilván a költségek növelésével jár (Whitham, 1992; Rausher, 2001; Zantoko és Shukle, 1997; Fernandes, 1998). A gazdanövény védekezésének legszebb példái a levéltetvek (Whitham, 1992) és a gubacsszúnyogok (Diptera: Cecidomyiidae), és leginkább a hesszeni légy (*Mayetiola destructor*) (Rausher, 2001; Zantoko és Shukle, 1997) esetében lelhetőek fel. Ez utóbbi esetben a gubacsokozó specifikus lókuszai a saját virulenciáját kontrollálják, míg a gazdanövényben specifikus lókuszok a növény ellenállását kontrollálják (Zantoko és Shukle, 1997). Ez egy ritka példája a „gén a génért” megfelelésnek az ellenállás és a virulencia között a növény-állat kapcsolatokban, és bizonyítékát képezi a hosszú és költséges „fegyverkezésnek”, amelyet a részt vevő szervezetek folytattak/nak.

A *Rosa* sp. – *Diplolepis* sp. rendszerek

Az északi féltekén a tölgyeket (*Quercus* spp.) leszámítva leggyakrabban rózsákon (*Rosa* spp.) fordulnak elő gubacsdarazsak által indukált gubacsok. A *Diplolepis* Geoffroy, 1762 génusz fajai holarktikus elterjedésűek. Észak-Amerikában 31, Közép-Ázsiában 5 fajuk, míg Japánban 1 faj fordul elő. Európából 6 fajukat ismerjük: *Diplolepis rosae* (Linnaeus, 1758), *D. mayri* (Schlechtendal, 1876), *D. spinosissimae* (Giraud, 1859), *D. nervosa* (Curtis, 1838), *D. eglanteriae* (Hartig, 1840) és *D. fructuum* (Rübsaamen, 1895) (2. ábra).

A *Diplolepis* gubacsokat a kamrák száma alapján két csoportba sorolhatjuk: egy- vagy kevéskamrás gubacsokra, illetve többkamrás gubacsokra. Jellegzetesen egy- vagy kevéskamrás gubacsokat okoz a *D. spinosissimae*, *D. nervosa* és a *D. eglanteriae*. Többkamrás gubacsokat okoznak a *D. rosae*, *D. mayri* és a *D. fructuum*. A *D. spinosissimae* gubacsai leggyakrabban a *R. spinosissima*, a *D. nervosa* gubacsai leggyakrabban *R. canina* és *R. spinosissima*, míg a *D. eglanteriae* gubacsai *R. canina*, *R. rubiginosa* és *R. micrantha* fajokon fordulnak elő (Eady és Quinlan, 1963). A *D. spinosissimae* gubacsai a levél fonákján, a *D. nervosa* a levél felületén, és a *D. eglanteriae* a levél mindkét oldalán láthatóak (Melika, 2006). A többkamrás gubacsokat okozó fajok (*D. fructuum*, *D. mayri* és *D. rosae*) gazdaspektruma sokkal változatosabb. Például a *D. rosae* nőtényei a

R. canina, *R. dumalis*, *R. rubiginosa*, *R. villosa* és *R. sherardi* fajokat támadják (Stille, 1984), de előfordulnak *R. spinosissima* és *R. eglanteria* egyedeken is. A *D. fructuum* a magvakban okoz gubacsokat, ezek hipertrófiáját idézve elő, majd az aránytalanul megnövekedett magvak a termést szétfeszítik, és az így kialakult gubacs nagyon hasonlít a *D. mayri* gubacsaihoz. Viszont a *D. mayri* gubacsai a terméseket sohasem feszítik szét. A *D. rosae* palearktikus faj, amely eredetileg Európában és Nyugat-Ázsiában volt elterjedt. Miután behurcolták Észak-Amerikába, jelentősen elterjedt a *R. canina* és *R. eglanteria* állományokban, amelyekkel együtt érkezett a kontinensre (Shorthouse, 2001). A *D. rosae* gubacsai fejlődésüket levélkezdeményekben kezdik, és a kifejlett gubacsok 5 mm-től (egykamrás gubacsok) akár 10 cm-ig (többkamrás) is nőhetnek. Felületüket kezdetben világos színű, zöldessárgás, puha, szőrszerű képződmények borítják. Ahogy a gubacs fejlődik, a szőrszerű képletek pirossá, majd barnává válnak, és a kezdetben sárgás és puha belső szövetek (kamrák) megkeményednek és elfásulnak. A beérett és áttelelt gubacsokból a nőtények tavasszal, április vége felé repülnek ki. A gazdanövény keresését és a peterakást azonnal elkezdi. Az új gubacsok május folyamán jelennek meg, és ettől kezdve folyamatosan növekednek július-augusztusig. Őszre a gubacsokozó lárvái bebábozódnak, és báb formájában telelnek át. Áprilisban újra megjelennek a nőtény imágók, és a ciklus kezdődhet előlről.

A *D. rosae* sok gubacsdarázssal ellentétben nem rendelkezik agám és ivaros generációval. Évente egy generációja fejlődik ki. A *D. rosae* parthenogenetikus szaporodik, viszont ritkán előfordulnak hím egyedei is (1000 nőtényre jut 1 hím). Úgy tűnik a hímek gyakorisága földrajzi gradiens mentén változik, északon gyakoribbak, mint délen (Callan, 1940). Parthenogenetikus szaporodásmódjának kialakulását egy endoszimbionta baktériummal (*Wolbachia* sp.) hozzák összefüggésbe (Schilthuizen és Stouthamer, 1998).

A *D. rosae* előfordulása termesztett rózsafajokon Európában nem bizonyított, tehát növényvédelmi szempontból nem minősíthető kártevőnek, de nemrég (Shorthouse, 2001) öt *Diplolepis* faj, köztük a *D. rosae* gubacsai is, megjelentek Kanadában termesztett *R. rugosa* cserjéken és ezek hibridjein, komoly károkat okozva. Hét európai országban végzett vizsgálat eredményei azt mutatják, hogy annak ellenére, hogy a *D. rosae* nőtényeinek figyelemre méltó a fekunditása (átlagban 700 pete jut egy nőtényre), sikerességük alacsony, és ezért ritkábban fordulnak elő, amely jelenséget különböző szabályozó tényezők okozhatnak. Ennek hátterét részben a gubacsban fejlődő parazitoid közösség képezi (átlagosan 80%-os parazitáltság), másrésről a gazdanövény mindeddig nem ismert védekező reakciói lehetnek ezért felelősek (Schröder, 1967).

Albérlok és parazitoidok

A gubacsdarázs lárvája nem egyedüli lakója a gubacsnak. Kineveléskor nyomon lehet követni, hogy a gubacsban más rovarok is fejlődnek. Ezeknek jelentős része élősködő (parazitoid), amely a gubacsokozó lárvájával táplálkozik. Előfordulnak olyan fajok is, amelyek együtt fejlődnek a gubacsokozóval, a gubacs szöveteit fogyasztva, míg mások csak az üres gubacsokat használják téli bújóhelyül, esetleg peterakáshoz.

Minden gubacsdarászfaj lárváinak (3. ábra: (a)) van egy vagy több élősködője (3. ábra), amely a gubacs falát tojócsövével képes átszúrni, így juttatva be a kamrába vagy a kamrában fejlődő lárvába petéit. A lárvában fejlődőket endoparazitoidoknak (3. ábra: (b)), a lárvákon táplálkozókat ektoparazitoidoknak (3. ábra: (c)) nevezik. A parazitoidok kifejlődésük során elfogyasztják a gubacsokozó lárvákat. E fajok leginkább a Chalcidoidea (fémfűrkészek), Ichneumonidae (valódi fűrkészek), Braconidae (gyilkosfűrkészek), ritkábban Proctotrupidae (törpefűrkészek) és parazitoid Cynipidae (élősködő gubacsdarázsak) közül kerülnek ki. A hiperparazitizmus sem ritka jelenség.

A kommenzalista rovarok nem változtatják meg a gubacs alakját, míg a parazitoidok jelenlétének köszönhetően a gubacsokozó tevékenysége leáll, így a gubacs fejlődése is, aminek következtében kisméretű, fejletlen vagy torz gubacsok alakulnak ki. A beérett gubacson is látszik, ha parazitoidok fejlődtek benne, mivel sokkal több a röpnyílás a gubacson, mint egy nem parazitált gubacs esetében.

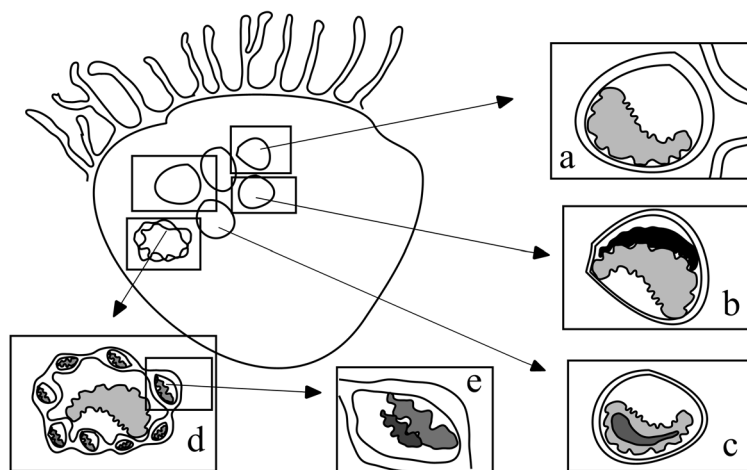
Diplolepis gubacsokban valódi fűrkész és fémfűrkész parazitoidok fejlődnek, de mellettük megjelennek esetenként kommenzalistaként, esetenként parazitoidként viselkedő albérlok fajok is, amelyek a gubacsdarázsak családjából kerülnek ki.

Az albérlok fajok (inquiline) a *Periclistus* génuszba tartoznak. A *Periclistus* génusz 3 faja ismeretes a Nyugat-Palearktiszon, amelyekből 2 fordul elő Európában. A *Periclistus brandtii* (Ratzeburg, 1831) a *D. rosae* és *D. mayri* gubacsaiban fejlődik, míg a *Periclistus caninae* (Hartig, 1840) *D. nervosa* és *D. eglanteriae* gubacsokban albérlok. A *Periclistus* génusz albérlok fajainak biológiáját nearktikus fajokon tanulmányozták (LeBlanc és Lacroix, 2001; Shorthouse, 1980; 1998). E fajok egyedei jelentős szerkezeti változásokat okoznak az általuk lakott gubacsokban, és jelenlétük gyakran halálos kimenetelű a gubacsokozó számára (Shorthouse, 1980; Wiebes-Rijks és Shorthouse, 1992).

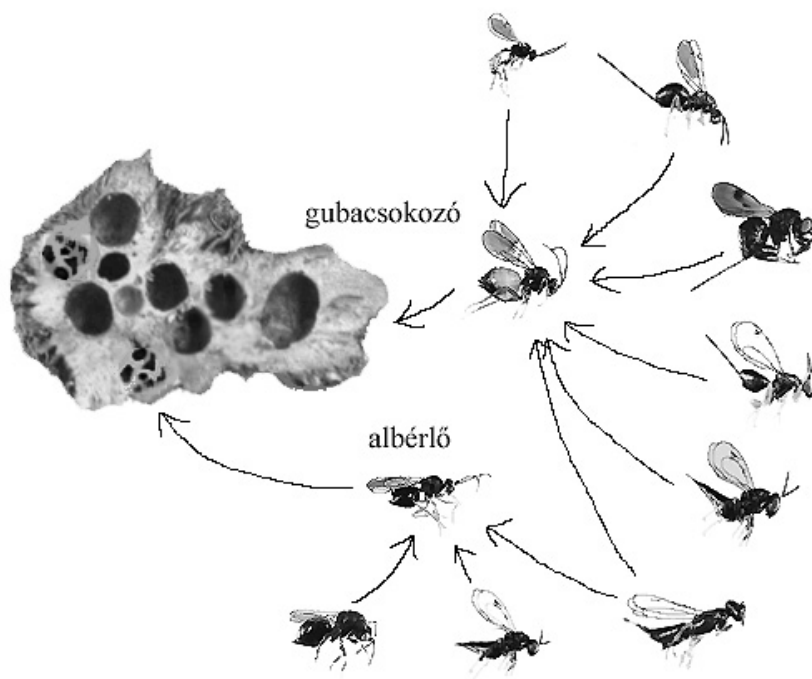
A parazitoidok közül az *Orthopelmamediator* (Thunberg, 1824) (Ichneumonidae: Orthopelmatinae) elsősorban a gubacsokozó ektoparazitoidja, de táplálkozhat albérlok lárvákkal is (Nordlander, 1973). A parazitoidok többi faja a Chalcidoidea családsorozatba tartozik, ezen belül is a hosszúfarkú (Torymidae), sugaras (Pteromalidae), horpadt (Eupelmidae) és hengeres (Eurytomidae) fémfűrkészek

családjába. A Torymidae család három faja fordul elő a *D. rosae* gubacsában, éspedig a *Torymus bedeguaris* (Linnaeus, 1758), a *T. rubi* (Schränk, 1781) és a *Glyphomerus stigma* (Fabricius, 1793). A *Torymus bedeguaris* a *D. rosae* és a *D. mayri* gubacsában fordul elő, a gubacsokozókon kívül az *O. mediator* parazitoidja is lehet (Nordlander, 1973). A

3. ábra.
A *Diplolepis rosae* kifejlett
gubacsának sematikus
keresztmetszeti képe,
a kamrákban fejlődő
lárvákkal (a. gubacsokozó
lárva; b. gubacsokozó
lárva ektoparazitoid
lárvával; c. gubacsokozó
lárva endoparazitoid
lárvával; d.
albérőkamrák; e - albérő
lárva parazitoiddal).



4. ábra.
A *Diplolepis rosae*
gubacsának
keresztmetszete és
közössége (gubacsokozó,
albérő és parazitoidok).



Torymus rubi a *Diastrophus rubi* élősködője, de megtalálható a *D. rosae* gubacsaiban is, és itt a *T. bedeguaris*, *E. rosae* és *P. bedeguaris* fajok lárváin kívül gyakorlatilag minden faj lárváját parazitálja (Nordlander, 1973). A *G. stigma* a *D. rosae*, *D. mayri* és *D. spinosissimae* közösleges élősködője, egyaránt parazitálhatja a gubacsokozó és az albérlő lárváit is, leginkább azokban a gubacsokban fordul elő, ahol nagyszámú *O. mediator* található (Nieves Aldrey, 1980; Pujade-Villar, 1994). Az Eupelmidae család egyetlen képviselője fordul elő a gubacsban, az *Eupelmus urozonus* Dalman, 1820, amely igen sok tölgygubacsdarázsban, rózsagubacsban, légy-, levéldarázs- és bogárgubacsban élősködik. Kinevelték molylepkehernyókból, szúbogarakhól is (Erdős, 1960), és a *D. rosae* gubacsaiban bármely fajt parazitálhatja (Nordlander, 1973). Az *Eurytoma rosae* Nees, 1834 az Eurytomidae család képviselője, az albérlő parazitoidja, amely ha tápláléka elfogyott, átrágja magát egy szomszédos kamrába, újabb lárvát elfogyasztásába kezd (Claridge és Askew, 1960). A *Pteromalus bedeguaris* (Thomson, 1878) elsősorban az *O. mediator* parazitája, ritkán magát a gubacsokozót és még ritkábban a *P. brandti*-t parazitálja (Nordlander, 1973). A *Caenacis inflexa* Ratzeburg, 1831 kizárólag az albérlő parazitoidja (Callan, 1940). A gubacs közösségét tulajdonképpen két kisebb közösségre oszthatjuk: (1) a rózsagubacsdarázs és ennek parazitoidjai, (2) az inquiline (albérlő) és parazitoidjai által alkotott közösség (4. ábra).

A Cynipidae gubacsos rendszerek talán legnehezebben identifikálható alkotói a valódi fürkészek és a fémfürkészek. A nehézségeket mindkét csoport esetében az óriási fajgazdagság okozza. Például a fémfürkészek családsorozatának becsült fajszáma félmillió körül van, amelyből csak mintegy 22 000 fajt írtak le (Noyes, 2003). Napjainkban is évente többtucatnyi fémfürkészfajt írnak le (pl. Askew és mtsai., 2006; Askew, 2005; Askew és Nieves-Aldrey, 2005; Putler és Triapitsyn, 2006), akár Magyarország területéről is (László, 2005). A különböző faunaterületek fémfürkészfauájának feltárásai is hiányosak, melyekhez az adatok folyamatos megjelenés alatt állnak (Giswijt, 2003; Hedqvist, 2003; László, 2002a; László, 2003a; László, 2006; O'Connor és mtsai., 2000). A helyzet a valódi fürkészek esetében sem különbözik az előbbitől. Gubacsokozó fajokat főként a trópusokról írnak le, de jelentősen kisebb számban.

Kérdések és hipotézisek

Albérőhatás

A gazdanövény-herbivor interakciókra magasabb trófikus szinteken álló fajok jelentős hatást gyakorolhatnak (Price és mtsai., 1980; Weis és Abrahamson, 1985). Azonos táplálékláncon belüli magasabb szintek fajai megváltoztathatják alacsonyabb szintek fajainak kapcsolatát, amely hatás fontos lehet a rendszer evolúciójának szempontjából is (Bergman és Tingey, 1979; Price és mtsai., 1980). Különböző trófikus szintek közötti kapcsolatokat gubacsközösségeken keresztül egyszerű tanulmányozni, mivel ez utóbbiak sokszintes tápláléklánccok modelljeként tekinthetők (Sanver és Hawkins, 2000; Stone és Schönrogge, 2003; Hayward és Stone, 2005). A gubacs képződése két szint (a gazdanövény és a gubacsokozó) interakciójának következménye, ahol a gubacsokozó arra „kényszeríti” a növényt, hogy olyan képződményeket hozzon létre, amelyek lárváinak menedéket és táplálékot nyújtanak (Askew, 1984; Stone és mtsai., 2002). Az újonnan képződött növényi részek, szövetek jellemzői hasonlóak minden gubacs esetében, egy külső parenchimatikus kérgi résszel és egy (egykamrás, monothalamikus) vagy több (sokkamrás, polithalamikus) belső kamrával.

Különböző gubacsrendszerek esetében a legtöbb vizsgálat a parazitoid fajok közösségre kifejtett hatásával foglalkozik (Schröder, 1967; Shorthouse, 1973; Jones, 1983; Weis, 1983; Weis és mtsai., 1983; Stille, 1984; Clancy és mtsai., 1986; Wiebes-Rijks és Shorthouse, 1992). Nagyon kevés vizsgálat foglalkozik azonban az albérőlk hatásával (Shorthouse, 1998; LeBlanc és Lacroix, 2001; Schönrogge és mtsai., 1996b; 2000). Az albérőlk hatását tölgyeken és rózsákon egy- vagy kevéskamrás gubacsok esetében, míg aranyvesszőn egykamrás gubacsok esetében tanulmányozták, a százalékos parazitáltságra, kirepülésre, gubacsnövekedésre, kamrafalvastagságra és szövetszerkezetre gyakorolt hatásuk szempontjából (Schönrogge és mtsai., 1995, 1996a, 1996b; Abrahamson és Weis, 1997; Schönrogge és mtsai., 2000; LeBlanc és Lacroix, 2001; Shorthouse és mtsai., 2005).

A gubacsdarazsak által okozott gubacsok nagy része gazdaként szolgál számos parazitoid és albérőlfaj számára (Shorthouse, 1998; Sanver és Hawkins, 2000; Stone és mtsai., 2002; Hayward és Stone, 2005). A *D. rosae* gubacsaiban egyetlen albérőlk- és több parazitoid faj figyelhető meg (Blair, 1945; Askew, 1960; Schröder, 1967; Nordlander, 1973; Stille, 1984). A *P. brandtii* egyedülálló a *Periclistus* fajok között, mivel ő az egyedüli, többkamrás gubacsokban előforduló faj, a többiek mind egy- vagy kevéskamrás gubacsokban fordulnak elő (Shorthouse, 1998). Minden *Periclistus* faj kötelezően *Diplolepis* gubacsokban fordul elő (Shorthouse, 1998), eltekintve egyetlen Nearktikumban élő fajtól (Melika, 2006).

Az albérlő lárvák a gubacs hipertrófiáját, szöveteinek és a kamrafalaknak a túlzott növekedését váltják ki (Askew, 1961; LeBlanc és Lacroix, 2001; Stone és mtsai., 2002). A *P. brandtii* lárvák a gubacsokozó kamráit felosztják több, kisebb albérlős kamrára, amelyek a láva fejlődése során növekedésnek indulnak. Ez a tény arra enged következtetni, hogy az albérlők egy gubacson belül a gubacs méretének és a kirepülő egyedek számának a növekedését okozhatják (Nordlander, 1973; Shorthouse, 1980; Wiebes-Rijks és Shorthouse, 1992; Shorthouse és Brooks, 1998). Az albérlő faj imágói a gubacsokból közvetlenül a gubacsokozó után repülnek ki, és a frissen indukált gubacsokba helyezik petéiket (Shorthouse, 1980; Shorthouse és Wiebes-Rijks, 1992). A *P. brandtii* által lakott többkamrás *D. rosae* gubacsokat Stille (1984) kutatta, míg alapos ismereteket a gubacson belüli trófikus láncokról Schröder (1967) és Nordlander (1973) közöltek.

Vizsgálatom egy többkamrás gubacsrendszerben előforduló albérlő által okozott változásokat célozta meg. Feltételezéseim szerint az albérlőknek többkamrás gubacsokban is hasonló hatást kell kifejteniük, mint egy- vagy kevéskamrás gubacsokban, mivel a többkamrás gubacs inkább egyedülálló kamrák csoportjának tekinthető, mint egy bonyolultabb szerveződésű egységnek. Az albérlő ilyen módon megváltoztatja a gubacs méretét: az albérlős gubacsok nagyobbak lesznek. Ugyanakkor megváltozik a gubacsokból kirepült egyedek száma: az albérlős gubacsokból több egyed repül ki, mivel egy gubacsokozó kamrára több albérlőkamra jut, így több egyed fejlődik ki. Az albérlő még megváltoztathatja a fajgazdagságot és a fajok diverzitását is, mivel jelenléte újabb fajokat vonz (ezek a kötelezően *Periclistus* parazitoidok). Predikcióim elméleti hátterét az egy- vagy kevéskamrás gubacsokra kifejtett albérlő-hatás vizsgálatai szolgáltatták (Shorthouse, 1980; Shorthouse, 1998; LeBlanc és Lacroix, 2001). A jelen vizsgálat egy jellemzően többkamrás rendszerben folyt, amely ökológiai szempontból szignifikáns különbség az egy- vagy kevéskamrás gubacsokkal szemben. Egy másik predikcióm a gubacsméret és a kirepült egyedek száma közötti kölcsönhatást célozza meg, mégpedig, ha egy eredeti kamrára több új kamra jut az albérlő jelenlétében, és, ha az albérlő megjelenése negatív binomiális eloszlást mutat, a két változó közötti kapcsolat eltűnhet.

Összegezve, hipotézisem a következő volt: az albérlő jelenléte többkamrás gubacsokban hasonló változásokat okoz, mint egy- vagy kevéskamrásokban, és a közösség több jellemző vonását megváltoztatja. Az albérlő jelenlétében bekövetkezett változások a gubacsok méretét, a kirepült egyedek számát, a fajok számát és diverzitását érintik oly módon, hogy minden jellemző esetében növekedés észlelhető. Ha a kirepült egyedek száma és a gubacsméret közötti összefüggés eltűnik, ez az albérlőközösségben játszott szerepének fontosságára utalhat, valamint arra, hogy a közösséget alkotó fajok mindegyike meghatározó szereppel rendelkezik a rendszer szempontjából.

Gubacsmérethatás

Az optimális fészekaljat, a lerakott petecsomóméretet és az ezeket meghatározó mechanizmusokat számos állatcsoport esetében tanulmányozták (Hays és Speakman, 1991; Svensson, 1995; Monaghan és Nager, 1997), beleértve a herbivor rovarokat is (Le Masurier, 1994; Kagata és Ohgushi, 2004). Gubacsdarazsak esetében csak néhány közlemény jelent meg ebben a kérdéskörben (Weis és mtsai., 1983; Kato és Hijii, 1993). Az optimális fészekaljméretet meghatározó mechanizmusok egyike az utódok túlélése és a nőtények által lerakott tojások száma közötti kapcsolat lehet (Godfray és mtsai., 1991). Parazitoid rovaroknál ugyanez a kapcsolat szintén fellelhető (Weis és mtsai., 1983). A nőtények reprodukciós sikere a lárvák túlélési rátájából becsülhető meg, amely közvetlen kapcsolatot mutat a lárvák által okozott gubacs méretével (Stille, 1984). A parazitáltság, mint a lárvák kifejlődési sikerének meghatározója, szintén gubacsméretfüggő (Weis és mtsai., 1983; Stille, 1984; Tabuchi és Amano, 2004). Egy- vagy kevéskamrás gubacsokban a nagyobb méretűek fala vastagabb, így a parazitoidok tojócsövükkel nehezebben tudják a petéiket bejuttatni a gubacs belsejébe (Weis és mtsai., 1985). Többkamrás gubacsokban a parazitoidok a belső kamrákat sokkal nehezebben érik el, mint a gubacs felületén levőket, amelyek kisebb számban fordulnak elő (Ito és Hijii, 2004). Ennélfogva az a gubacsdarázs, amely nagyobb gubacsokat képez, több petét rak le, sikeresebb, mint kisebb méretű gubacsokat képező társa (Stille, 1984). De a nagy gubacsméretnek negatív hatásai is lehetnek. A megnövekedett gubacsméret következtében az egy lárvára jutó táplálék mennyisége kisebb lesz, mivel a többkamrás gubacsok kamráinak átlagos átmérője általában kisebb, így ez a majdani gubacsdarázs nőtény kisebb fekunditását okozhatja (Weis és mtsai., 1983). Ahogy a gubacs mérete növekszik, úgy nő az észrevehetősége is, ilyen módon növekszik a madarak általi predációjának a valószínűsége is (Abrahamson és Weis, 1997). Ugyanakkor a növekvő gubacsmérettel növekszik a kamrák száma is (Brewer és Johnson, 1977), amely növeli azt a távolságot, amelyet a bábíngból kibújt imágónak meg kell tenni a gubacsból való kijutáshoz. Ekképpen a nagyobb gubacsok frissen kibújt imágói nagyobb valószínűséggel rekednek benn a gubacsban (Kato és Hijii, 1993).

Feltehető, hogy szoros összefüggés van a gubacsok mérete és a gubacsokozó kirepülési sikere között. A gubacsokozó nőtény fitnessének kiszámításában fontos összetevő a lárvá túlélési esélye egy adott gubacsméret esetében. Az már tudott, hogy a túlélési esélynek a valószínűségét meghatározza a parazitáltság (Weis és mtsai., 1983). De a túlélésben szerepet játszhat a kirepülési sikertelenség is, amit az imágó kamrafalakba való beszorulása okozhat. Vizsgálatom során a *D. rosae* kamraszámát vettem figyelembe, hogy meghatározhassam, hogy a gubacsméret hozzájárul-e a

gubacsokozó reprodukzív sikerének meghatározásához, abban az értelemben, hogy az imágók kirepülési valószínűsége csökken a növekvő gubacsmérettel. Azt már tudjuk, hogy a parazitáltság mértéke csökken ebben a tekintetben, de a megnövekedett gubacsméret negatív hatásai nem igazán ismertek.

A leggyakrabban előforduló, egy gubacsra jutó kamrák száma nem egyezik meg azoknak a gubacsoknak a kamraszámával, amelyek a legnagyobb túlélési sikert mutatják, a petéből való kibújástól a lárvakoron át az imágóállapotig, majd kirepülésig (Kato és Hijii, 1993). A két változó közötti diszkrepancia okai ismeretlenek. Ha a megnövekedett gubacsméret magas kirepülési sikertelenséget okoz, valószínű, hogy hozzájárulhat ilyen módon a gubacsméret frekvenciája és a gubacsokozó sikere közötti diszkrepanciához.

A laboratóriumi körülmények közötti nevelések a gubacsok természetestől eltérő kiszáradását okozhatják, mivel a gubacsok időnkénti csapadék általi áztatása (mint a szöveti nedvességtartalom meghatározója a gubacs beérése után) elmarad, és ez növelheti az imágók gubacsba való beszorulásának valószínűségét. Ezért feltételeztem, hogy a laboratóriumi körülmények között nevelt gubacsokból ki nem repült egyedek mennyisége a hasonló korú, de természetes körülmények között kifejlődött gubacsokból ki nem repült egyedek számánál magasabb.

Irodalmi adatokkal rendelkezünk a *D. rosae* sikerességének csökkenéséről, ami az általában magas parazitáltságnak köszönhető. Stille (1984) szerint a legmagasabb lárvaveszteséget az *O. mediator* okozza, és annak ellenére, hogy a *P. brandtii* is nagy egyedszámban jelenik meg, negatív hatása a közösségen belül nem érzékelhető. A *D. rosae* közössége esetében nem ismert a ki nem repült egyedek (imágók) számának és arányának alakulása, ezért elsősorban a ki nem repült egyedek arányaira voltam kíváncsi, majd a ki nem repült egyedszám és a sikeresség, kamraszám-frekvencia kapcsolatára.

A Rosa sp. térbeli eloszlásának hatása a D. rosae általi fertőzöttségre

A táplálékláncok szerkezeti mintázatait meghatározó tényezők közül a táplálékláncokat alkotó fajok között levő kapcsolatok ismertebbek (Mommott és mtsai., 2000), mint az egyedek denzitásának és eloszlásának tér-időbeli változásai (Williams és Liebhold, 2000). A paraziták a táplálékláncok egyik jellegzetes szintjét képezik. A gazda térbeli mintázatának parazitáltságra gyakorolt hatásai (Altizer és mtsai., 2003; Rózsa és mtsai.; 1996) egyaránt mutatnak pozitív denzitásfüggést, negatív denzitásfüggést és denzitásfüggetlenséget is (Hails és Crawley, 1992). A parazita térbeli mintázatát meghatározza a prevalenciája (a fertőzött egyedek aránya a mintában) és intenzitása (az egyedi fertőzöttségi szintet jellemzi a mintában),

valamint a gazda denzitása és térbeli mintázata (Stiling és Strong, 1982; Rékási és mtsai., 1997; Sandin és Pacala, 2005; Cronin és Strong, 1999). Mivel egy táplálékláncot alkotó fajok egyedeinek tér-időbeli mintázata skálafüggő (Ray és Hastings, 1996), vizsgálatok esetén fontos a megfelelő lépték használata (Heads és Lawton, 1983; Walde és Murdoch, 1988).

A növénypopuláció összetétele és eloszlása gyakran meghatározza egy adott gazdanövényt támadó herbivor rovarok számát (Pimentel, 1961; Root, 1973). Például számos herbivor előnyben részesíti a sűrű, egyfajos gazdanövényfoltokat (Stanton, 1982; Kareiva, 1983). Kísérleti bizonyítékok alapján tudjuk, hogy a forrástömörültség (Root, 1973) előnyben részesítése a herbivorok mozgásmintázatával magyarázható (Root, 1973; Tahvanainen és Root, 1972; Bach, 1980; Risch, 1981). Mindezekén túl, a kapcsolat a herbivor és a gazdanövény eloszlása, valamint a gazdanövény eloszlása és a herbivor specifikus mozgásmintázatai között nem tisztázott, és sok esetben kellőképpen nem is érthető. Ez részben annak is tulajdonítható, hogy kevés olyan esettanulmányt végeztek, amelyben a herbivor mozgásmintázatait hasonlították össze változó növényzeti téreloszlások között. Valójában, ha a kísérlet során megváltozik a gazdanövény térbeli eloszlása és denzitása, megváltoznak a foltok egyéb jellemzői is. Például kisebb gazdanövény-denzitásnál lecsökken a növények által leárnyékolt talajfelszín is, aminek következtében a mikroklimatikus jellemzők is megváltoznak, és ez a rovarok viselkedését nagymértékben befolyásolhatja. (Kitayama és mtsai., 1979; Wilson és mtsai., 1982).

A gubacsdarazsak és aknázó rovarok ideális alanyai a térbeli denzítádependencia-vizsgálatoknak, mivel könnyen és pontosan lehet becsülni denzitásaikat és halálozási rátáikat, akár egyetlen vegetációs periódus gyűjtéseiből is (Lewis és Taylor, 1967; Cornell, 1990). A térbeli denzitásfüggőség éveken keresztül vizsgálatok alanyát képezte (Walde és Murdoch, 1988). A térbeli aggregáció stabilizáló hatással lehet egy populáció dinamikájára, ha predátoroktól, parazitoidoktól mentes övezeteket hoz létre, amelyek átalakulhatnak időbeli denzitásfüggőséggé (Hasell, 1985). A menedékek alacsony, illetve magas gazdadenzitásnál bekövetkezett foltszerű elhalálásoknak, vagy a denzitásfüggetlen elhalálzási kockázat heterogenitásának következtében jöhetnek létre (Hails és Crawley, 1992). Ahhoz, hogy a térbeli denzitásfüggőség a gazdapopuláció denzitására szabályozó hatással legyen, időbeli denzitásfüggőséggé kell alakulnia (Hails és Crawley, 1992). Tehát a térbeli dependencia minőségének ismerete nélkülözhetetlen segítséget nyújt a populációk dinamikájának nyomon követéséhez.

Cronin és Strong (1999) szerint a gazdanövény térbeli mintázatával párhuzamosan változik a parazita gazdanövényen való előfordulásának mintázata is, ami a parazita gazdakeresési erőfeszítésével arányos. Ha a gazdanövények egyenlő

távolságra vannak egymástól (egyenletes térbeli mintázat), több erőfeszítést igényel a legközelebbit felkeresni, mint amikor egyenlőtlen távolságokra vannak egymástól (aggregáltak). Az előbbi gondolatmenet alapján: aggregált gazdanövényeken egyenletesen oszlanak el a gubacsok, mivel nagyobb annak az esélye, hogy a gubacsdarazsak megtalálják a következő gazdaegyedet (így kevesebb petét raknak le) és a keresési távolság kisebb (így minden gazdára kevesebb petét raknak le a paraziták).

Vizsgálatomban *Rosa* spp. egyedek térbeli mintázatát és a *D. rosae* gubacsok gazdanövényen való előfordulásának mintázatát hasonlítottam össze, és a köztük levő kapcsolatot kerestem. Azt feltételeztem, hogy a *D. rosae* megjelenése a gazdanövényen negatív denzitásfüggőséget mutat: ahol kevesebb cserje található, feltehetően életkörülményeik is szerényebbek, így fitnessük alacsonyabb lehet, tehát könnyebben fertőzhetőek. A cserjék foltszerű térbeli eloszlása alacsony cserjedenzitásra jellemző, tehát a cserjék aggregáltsága is magasabb gubacsokozó prevalenciával jár. Gubacsok esetén a parazitáltság térbeli denzitásfüggését annak ellenére kevesen kutatták, hogy a gazdaszervezetek és a paraziták denzitása nagy pontossággal megbecsülhető. Az eddigi eredmények vagy negatív denzitásfüggést, vagy denzitásfüggetlenséget mutatnak (Hails és Crawley, 1992; Schönrogge és mtsai., 1995).

Vizsgálatom e részének célja a gazdanövény térbeli eloszlásának és denzitásának, valamint a gazdanövény egyes fitnessmutatóinak függvényében meghatározni a gubacsokozó általi parazitáltság mintázatának változását. A térbeli denzitásfüggőség léte, illetve ennek adatai hozzájárulhatnak a gubacsokozó-kártétel mértékének meghatározásához, ha adatokkal rendelkezünk a parazitáltság időbeli változásáról, és ilyen módon populáció dinamikai következtetések levonása is lehetővé válik.

A Rosa sp. téreloszlásának hatása a D. rosae parazitoidjainak denzitására

A populációnagyság-fluktuációkra, illetve a szabályozási mechanizmusokra alkotott elméletek közül a két leghatásosabb a denzitásfüggő és denzitásfüggetlen interakciók teóriája. Nicholson (1933) szerint elsősorban az interspecifikus versengésen keresztül hat a denzitásfüggés, és szabályozza a populációk abundanciáját, bár vannak olyan változók is, amelyekre nem hat a denzitás és azok mégis szerepet játszanak az abundancia kialakításában. Andrewartha és Birch (1954) szerint a denzitásfüggő folyamatok nem lényegesek, vagy legalábbis másodlagosak a populációk egyedszámának kialakításában. Szerintük a következő folyamatok lényegesen nagyobb fontossággal bírnak, mint a denzitásfüggés: bizonyos készletek hiánya (pl. táplálék, tojáshely); a készletek relatív hiánya az állatok diszperziós és keresőképeségéhez viszonyítva; annak az időszaknak a rövidegsége, amikor a populáció

belső növekedési rátája pozitív. A belső növekedési rátát elsősorban az időjárás vagy egyéb fizikai-kémiai környezeti változók, néha pedig a predáció szabályozhatja. Egy populáció egyedszámának nagyságát a denzitásfüggő és a denzitásfüggetlen változók és folyamatok együttesen alakíthatják ki. A denzitásfüggetlen folyamatok a készletlimitáció által az abundancia kialakulásában lehetnek fontosak, illetve az egyensúlyi populációdenzitásokat tolhatják el a készletelérhetőség függvényében, a denzitásfüggő folyamatok viszont nélkülözhetetlenek a szabályozásban.

Eltérő gazdatéreloszlásoknál végzett terepi vizsgálatok adatokat szolgáltathatnak a parazitáltságról, amelynek mintázata alapján a parazitoidok viselkedésére lehet következtetni. Például, ha a parazitoidok aránytalanul sok időt töltenek gazda keresése közben magas gazdadenzitású foltokban, akkor a százalékos parazitáltságnak pozitívan kell korrelálni a gazda denzitásával. Mindezek ellenére elmondható, hogy irodalmi adatok alapján úgy tűnik, hogy egy, az előbbihez hasonló vagy a vele megegyező közvetlen denzitásfüggés ritkán észlelhető. A fordított denzitásfüggés, ahol a százalékos parazitáltság csökken a gazda denzitásával, úgy tűnik, ugyanilyen ritkán fordul elő (Stiling, 1987; Walde és Murdoch, 1988).

Mindeddig a populációméret szabályozásában a vizsgálatok java része a denzitásfüggőség szerepére koncentrált. Egyértelművé vált, hogy folyamatok széles skálája vezet közvetlenül vagy közvetetten több egyed pusztulási valószínűségének változatosságához, amelyeknek szerepe a populáció dinamikájának stabilizálásában rendkívül jelentős. Például a parazitoidok támadásában elégségesek denzitásfüggetlen változások az egyensúlyi gazda-parazita populációk fenntartásához. A gazda-parazita populációk ellenkező esetben igen instabilak lehetnek (Pacala és mtsai., 1990).

Populációs vizsgálatokban előnyt jelent a gubacsközösségek használata, mert a gubacsokban a gubacsokozó vagy a parazitoid halálának okait meg lehet állapítani, mivel a bizonyítékok megbízhatóan megőrződnek a gubacsban. Ezáltal ugyanabból a mintából becsülhető a populáció denzitása és az ehhez arányló mortalitás. Ezeket azonos mintás¹ esetvizsgálatoknak is nevezhetjük a hagyományos élettábla denzitásfüggőség-vizsgálatokkal szemben, amelyek nem összetartozó mintás² esetvizsgálatoknak minősülnek. Az utóbbiak esetében a kezdeti populációnak a denzitása és a túlélő egyedek denzitása két különböző mintavételi alkalomból becsülhető, és ilyen módon a hibavalószínűség is kétszeres lehet. Az azonos mintás esetvizsgálatoknál a mortalitás aránya megbecsülhető negatív binomiális hibavalószínűségekből (McCullagh és Nelder, 1989).

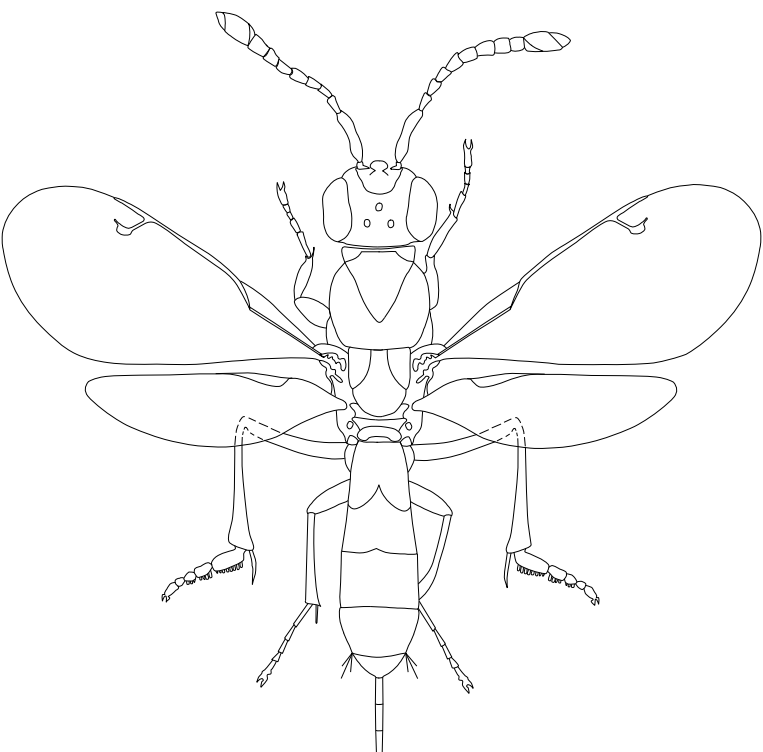
Tölgyek gubacsainak parazitáltsági mintázata egyazon éven belül is változatosságot mutatott a különböző fák között. A vizsgált egyedek háromötöde nem mutatott összefüggést a gubacsok denzitása és a százalékos parazitáltság között, míg

1 Eredetileg „one sample case” (Hails és Crawley, 1992)

2 Eredetileg „two sample case” (Hails és Crawley, 1992)

egyetlen egyed denzitásfüggőséget, egy másik ellentétes irányú denzitásfüggőséget mutatott. Egyértelmű, hogy a lépték változtatásával párhuzamosan változik a százalékos parazitáltság és a denzitás közötti kapcsolat (Hails és Crawley, 1992). Tölgygubacsok madarak általi predációjának vizsgálata érdekes eredményekkel szolgált a denzitásfüggőség szempontjából. Ebben az esetben is a vizsgált tölgyegyedek túlnyomó része denzitásfüggetlenséget mutatott a madarak általi ragadozásban, egyetlen tölgy denzitás-, míg egy másik fordított denzitásfüggőséget mutatott (Hails és Crawley, 1992). Ezért nem szabad szem elől téveszteni a lépték fontosságát a vizsgálatok során, sőt első lépésben a megfelelő lépték megtalálása javallott.

A parazitoidok és gazdaszervezeteik élőhelyét meghatározó egyik legfontosabb tényező a gazdanövény. Az élőhely architektúrája megváltoztathatja a rovarok mozgásának sémáját, és a gazda megtalálásának valószínűségét. Ilyen módon, az élőhelyen a gazdanövények eloszlása és denzitása a parazitáltság heterogenitásához járul hozzá (Hassell és Southwood, 1978; Price és mtsai., 1980; Maguire, 1983; Bach, 1984; Kareiva, 1987; Sheehan és Shelton, 1989; Cronin és Strong, 1999). Ezért a parazitoidok viselkedésében és a parazitáltság meghatározásában szerepet játszhat a gazdanövény denzitásának (mint gazdaattribútum), és a gazdanövény abundanciájának, valamint diszperziójának (mint forrásattribútum) a kapcsolata (Doak, 2000). Ezért vizsgáltam a gazdanövény térbeli eloszlásának hatását a térbeli, a cserjénkénti és a gubacsonkénti parazitoid átlagos abundanciára. A gazdanövény térbeli eloszlásának denzitásfüggősége esetén maga a gazdanövény téreloszlásának és a parazitoidok abundanciájának vizsgálata is választ adhat a parazitoidok előfordulásának denzitásfüggésére, illetve denzitásfüggetlenségére.



Mintavételezés

Vizsgálataimat négy éven keresztül folytattam öt mintavételi területen (5. ábra). A 2003-as év kivételével 2001-től 2005-ig minden évben végeztem gyűjtéseket.

Mintavételi területeim:

- (1) Marosvásárhely (Maros megye, Románia) (6a. ábra), tengerszint feletti magasság 452 m (46,5126N/24,5771E); 2001-ben és 2002-ben random módon, míg 2004-ben 4, 2005-ben 3 kvadrát cserjéről gyűjtöttem gubacsokat.
- (2) Kolozsvár (Kolozs megye, Románia) (6b., 6c., 6d., 6e. ábra), tengerszint feletti magasság 472 m (46,8018N / 23,6131E; 46,8317N / 23,6315E; 46,7328N/23,5780E; 46,7672N/23,4937E). Első (2001) és második (2002) évben random módon végeztem a gyűjtéseket. 2004, 2005-ben a Szénafüvekre vezető út mellett, a Szénafüvek legelőin, a Hajtásvölgyben, illetve a Bükk erdő melletti legelőkön 3-3 kvadrátból gyűjtöttem gubacsokat.
- (3) Berettyóújfalu (Hajdú-Bihar megye, Magyarország) (6f. ábra), tengerszint feletti magasság 105 m (47,2476N/21,5377E); 2004-ben 1, illetve 2005-ben 3 kvadrát gubacsait gyűjtöttem be.
- (4) Tépe (Hajdú-Bihar megye, Magyarország) (6g. ábra), tengerszint feletti magasság 95 m (47,3301N / 21,5605E); 2004-ben 4 és 2005-ben 3 kvadrátot mértem fel.
- (5) Emőd (Borsod-Abaúj-Zemplén megye, Magyarország) (6h. ábra), tengerszint feletti magasság 125 m (47,9522N / 20,8047E). 2004-ben random módon gyűjtöttem (olyan gubacsok, amelyekből az imágók természetes körülmények között repültek ki), míg 2005-ben két kvadrátról gyűjtöttem be a gubacsokat.

Mintavételi területeim legeltetett száraz gyepek voltak, valamint a gyepek fás szegélyei. Az első, második és ötödik területen gyakoriak voltak a legelőkön a *Rubus* spp., *Hippophae rhamnoides* és a *Prunus spinosa*. A szegélyek gyertyános-tölgyesek szegélyei voltak. A harmadik és negyedik területen a *Rosa* spp. cserjésekben *Prunus spinosa*, és a mélyebb, vizesebb részekben *Phragmites australis* is előfordult. Ez utóbbi területeken két kvadrát fiatal, kocsánytalan tölgy-ültetvényben volt felvéve.

A 2004–2005. években a cserjék térbeli eloszlásának, denzitásának meghatározása érdekében a mintavételi területeken mintavételi kvadrátokat jelöltem ki. A kvadrátokat random módon választottam. Területük 50×50 méter (7. ábra) volt. Minden kvadráton belül helymeghatározó készülék (GPS) segítségével feljegyeztem minden egyes cserje koordinátáit. A cserjék térbeli mintázatának becsléséhez az

50×50 méteres (nagy) kvadrátokat 10×10 méteres (kis) kvadrátokra osztottam (8. ábra). Helymeghatározó készülékem (Magellan Meridian Gold,) pontossága átlagosan 3 méter volt (Thales Navigation, 2002), de ez a pontosság gyakran az 1 métert is elérte. A cserjék számának megállapításánál a nagy, illetve a kis kvadrátok esetében is a szélekre eső cserjéket csak két szegélyen vettem figyelembe.

A mintavételi helyeken többségében *Rosa canina* fordult elő. Elenyészően kis egyedszámban találtam *Rosa spinosissima* egyedeket a kolozsvári Szénafüveken és a berettyóújfalui mintavételi területen. Minden gubacsos cserje esetében 2004–2005-ben felvettem a cserje magasságát és a cserje átmérőjét. E két jellemzőből, közvetetten, a cserjék fitnessét próbáltam megbecsülni.

A gubacsokat március végén, illetve április első két hetében gyűjtöttem, néhány héttel a tömeges kibújások előtt. Azokat a gubacsokat, amelyekből az imágók természetes körülmények között repültek ki, 2004 őszén (október–november) gyűjtöttem. Egyedi nevelést végeztem, minden egyes gubacsot külön műanyag pohárban tároltam, amelyet kilyuggatott (a szellőzés biztosítása érdekében), frissen tartó fólia fedett. A kirepült gubacsokozókat, albérlőket és parazitoidokat áprilistól novemberig minden hónapban kiválogattam. A kirepült egyedeket 70°-os etanolban tároltam. A *D. rosae*-n kívül *D. mayri* és *D. eglanteriae* gubacsokat találtam. *D. mayri* gubacsokat a kolozsvári Hajtás-völgyben és Berettyóújfaluban találtam. A *D. eglanteriae* gubacsok elszórtan fellelhetőek voltak Marosvásárhelyen, Kolozsváron, Tépén és Emődön is.

A gubacsok átmérőit tolómérő segítségével mértem meg. Az átlagos átmérőt a három egymásra merőleges legnagyobb átmérőből számoltam ki. A laboratóriumi körülmények között nevelt gubacsokból az utolsó kirepüléstől számolva két év után (2001–2002-es minta), valamint a természetes körülmények között fejlődött gubacsokból (2002-ben képződött gubacsok, amelyeket két évvel később gyűjtöttem be) begyűjtés után, lomfűrész segítségével 5 mm-es keresztmetszeteket készítettem. Minden egyes gubacsban talált lárvát, bábót és imágót a határozásig 70°-os etanolban tároltam. Azokat a gubacsokat, melyek imágói természetes körülmények között repültek ki, azért gyűjtöttem, hogy összehasonlítsam a ki nem repült imágók arányait azon gubacsokéval, amelyeket laboratóriumi körülmények között neveltem. Erre azért volt szükség, mert a laboratóriumi körülmények között nevelt gubacsokat nem érte csapadék, így a gubacsok falai túlzottan kiszáradhattak, így növelhették a bábállapotból imágóvá fejlődött egyedek kirepülési sikertelenségét. A gubacsok felszeletelése folyamán minden keresztmetszeten megszámoltam a kamrákat, így pontosan meg tudtam határozni a megfelelő gubacsátmérőhöz tartozó kamraszámot, illetve meg tudtam vizsgálni a kettő közötti összefüggést.

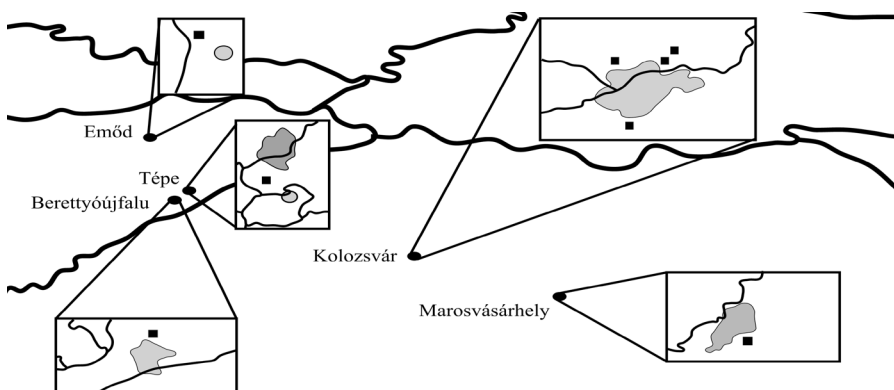
Aggregációs indexek

A rózsacserjék, a *D. rosae* gubacsok és a parazitoidok aggregáltságának megállapítására a diszkrepanciaindexet (PID) (Poulin, 1993) és a foltossági indexet (LIP) (Lloyd, 1967) használtam. Ezeken kívül kiszámoltam az abundancia varianciájának és átlagának arányát, a negatív binomiális eloszlás k kitevőjét, valamint a minta átlagos zsúfoltságát is.

A Poulin (1993) által bevezetett PID a megfigyelt és az elméleti (amikor minden gazdaegyed ugyanannyi parazitával rendelkezik – egyenletes parazitaeloszlás) parazitaeloszlások közötti különbséget számszerűsíti. Az érdekessége az, hogy összehasonlítva két másik, az aggregációt számszerűsítő módszerrel (az abundancia varianciájának és átlagának arányával, valamint a negatív binomiális eloszlás k kitevőjével) kiderül, hogy a k és a PID az aggregáció csökkenését mutatja a paraziták prevalenciájának és a gazdaszervezetre eső átlagos számának növekedésével, míg az abundancia varianciájának és átlagának a hányadosa ennek az ellentétét. Amíg a megnövekedett prevalencia azt mutatja, hogy a paraziták kihasználják a gazdaegyedek nagyobb részét, és ezért csak néhányukra koncentrálódnak, az aggregációnak fordított arányban kell állnia a prevalenciával. Az abundancia varianciájának és átlagának a hányadosa, ellentétben a k -val és a PID-del, egy gazdaegyed-központú mérési módszer, amely nem igazán érzékeny a paraziták eloszlására. A PID nemcsak számolás szempontjából egyszerűbb, mint a k , hanem mert az elméleti és az empirikus parazitaeloszlások közötti különbségre összpontosít.

A Lloyd (1967) által bevezetett foltossági indexet (LIP) a zsúfoltság indexből lehet kiszámolni. Az LIP a zsúfoltság és az átlagos denzitás aránya. A foltos eloszlás fontos, mivel az egyedek általában több fajtárrsal vannak körülvéve, mint azt az egyenletes eloszlás esetén tapasztalnánk. Ebben az értelemben véve az egyedek zsúfoltabbak, mint ahogy az átlagos denzitásuk mutatja. Random módon elhelyezett

5. ábra.
A mintavételi
területek (■) minden
esetben települések
perifériáján voltak.



6. ábra.

Mintavételi területek:
a. – Marosvásárhelyi; b. –
Kolozsvár, Bükk erdő; c. –
Kolozsvár, Szénafüvek felé
vezető út; d. – Kolozsvár,
Szénafüvek legelő; e. –
Kolozsvár, Hajtás-völgy;
f. – Berettyóújfalu; g. –
Tépe; h. – Emőd.



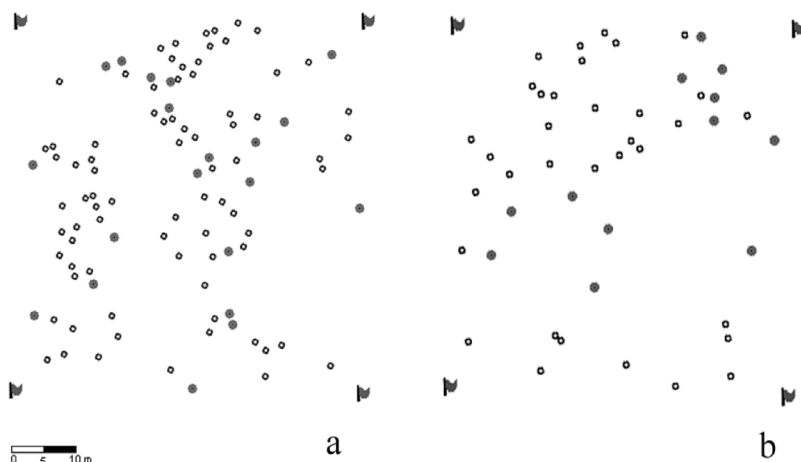
kvadrátokban található egyedek számára az átlagos zsúfoltsági index olyan módon adja meg a zsúfoltságot, hogy az átlagos egyedszámot arányítja a kvadrátban található egyedek számához. Az átlagos zsúfoltság matematikailag egyenlő az átlagos denzitás és az egységnyi értéket meghaladó variancia – átlagos denzitás arány összegével.

Statisztikai módszerek

Az albérlő hatásának vizsgálatához összesen 172 gubacsot gyűjtöttem be 2001-ben és 2002-ben. A statisztikai vizsgálatokból kihagytam azokat a gubacsokat a 172-ből, amelyekből egyáltalán nem repültek ki imágók, vagy gombák által voltak fertőzve. Statisztikailag 145 gubacsot elemeztem ki, amelyekből 107 albérlő nélküli volt, 38 pedig albérlős.

7. ábra.

a. – 2004., Kolozsvár, Szénafüvek, legelő, 14 darab kvadrát; b. – 2005., Emőd, 23 darab kvadrát; a zászlók a kvadrátok sarkait, a fekete körök a gubacsos, az üres körök a nem fertőzött cserjéket jelölik.

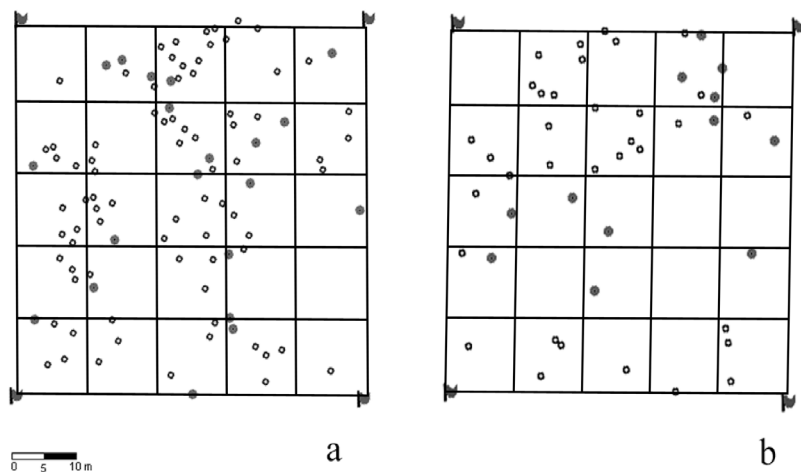


Az adatok normál eloszlástól való eltérését Kolmogorov–Smirnov-tesztel (Sokal és Rohlf, 1995), valamint vizuálisan, grafikus normalitásvizsgálattal elemeztem. A varianciák homogenitását Levene-tesztel vizsgáltam (Milliken és Johnson, 1984). Egyutas ANOVA-t használtam a mintavételi területek közötti gubacs-jellemzők különbségeinek felfedéséhez (Sokal és Rohlf, 1995). A gubacs átmérőjében, a kirepült egyedek számában és a diverzitásban levő különbségeket az albélős és nem albélős gubacsokban MANCOVA-val elemeztem, amelyben a kovariánst a gyűjtőhelyek képezték. III. típusú négyzetösszegeket használtam az elemzés során (Shaw és Mitchell-Olds, 1993).

Logaritmikus transzformációt használtam azoknak az adatsoroknak az átalakításához, amelyek eltértek a normális eloszlástól. A Kolmogorov–Smirnov-teszt alapján a normalitástól nem mutatott eltérést a Shannon-diverzitás. A logaritmus-transzformáció után a gubacsátmérők és a kirepült egyedek számai sem mutattak

8. ábra.

A 7. ábrán bemutatott kvadrátok 10×10 méteres kis kvadrátokra felosztva.



szignifikáns eltérést a normál eloszlástól. A Levene-teszt alapján nem találtam szignifikáns eltérést a varianciák homogenitásában sem.

Lineáris regresszióanalízist használtam a gubacsátmérők és a gubacsokból kirepült egyedek száma közötti összefüggések jelenlétének, illetve hiányának megállapítására (Sokal és Rohlf, 1995) az albérlő nélküli és az albérlős gubacsok esetében. A statisztikai elemzéseket az R statisztikai környezetben (R Development Core Team, 2005) végeztem.

A gubacsméret-eloszlások elemzéséhez összesen 221 gubacsot vizsgáltam meg, melyekből 122 friss (a gubacsok legkésőbb egy évvel a begyűjtés előtt képződtek, ezeket laboratóriumi körülmények között tartottam az imágók kirepüléséig), és 99 régi volt (a gubacsok legkésőbb két évvel a begyűjtés előtt képződtek, ezekből az imágók természetes körülmények között repültek ki). A vizsgálathoz a gubacsokat 2001–2002-ben és 2004-ben gyűjtöttem.

A statisztikai elemzéseket csak 207 gubacson végeztem el, mivel a nagyméretűek (100 kamránál több alkotta a gubacsot) különálló csoportot képeztek minden teszt szempontjából, valamint számuk is kevés volt ($n=14$). Ilyen módon a 207 gubacsból 112 friss, míg 95 régi volt.

A kirepült imágók, az elpusztult lárvák, bábok és imágók adatsorai erős szóródást mutattak. Ezért Poisson- és kvázi-Poisson-hibaeloszlású, általánosított lineáris modellek segítségével vizsgáltam a növekvő kamraszám hatását a gubacsokban fejlődő egyedek kirepülési sikerére, parazitáltságukra és kirepülési sikertelenségükre. Ugyanakkor a kamraszám és a már említett változók közötti összefüggéseket megnéztem Spearman-rangkorrelációval is (Hollander és Wolfe, 1973). A többszöri összehasonlításokból következő másodfajú hiba elkerülése végett a korrelációk szignifikanciaszintjeire Bonferroni-tesztet használtam (Wright, 1992; Hochberg, 1988).

A különböző mintavételi helyekről származó gubacsok jellemzőinek (kamraszám, kirepült egyedek, ki nem repült egyedek) összehasonlítására Mann–Whitney, illetve Kruskal–Wallis-tesztet használtam. A nem paraméteres tesztek használatát az adatsorok normális eloszlástól való eltérése indokolta. A statisztikai elemzéseket az R statisztikai környezetben (R Development Core Team, 2005) végeztem. Az általánosított lineáris modellezéshez a MASS-csomag *glm* (Dobson, 1990; Hastie és Pregibon, 1992; McCullagh és Nelder, 1989; Venables és Ripley, 2002) funkcióját használtam.

A gubacsok átmérője és a kamrák száma között egy erősen szignifikáns pozitív összefüggés létezik ($n=180$, $r^2=0.94$, $p<0.001$), amelynek alapján a gubacsok

méretének és egyéb paramétereknek a vizsgálatokor a gubacsok átlagos átmérője, illetve a kamraszám egyaránt használható. Az átlagos átmérőből kiszámítható elméleti térfogat a kvázi gömb alakú (*D. rosae*, *Andricus lucidus*) gubacsok esetén szintén használható, és a gubacs tömegénél megbízhatóbb (László, 2002b).

A *Rosa* sp. cserjék téreloszlásának *D. rosae* általi fertőzöttségre gyakorolt hatását nyolc mintavételi területen vizsgáltam két éven (2004–2005) keresztül. A megmintázott 44 kvadrátból az elemzéseket $N=36$ kvadrátra végeztem el, mivel nyolc esetben a cserjék vagy gubacsok egyedszáma egységnyi volt (2004: 21 darab; 2005: 23 darab 50×50 m-es kvadrát). Összesen 1005 cserje koordinátáit vettem fel, amelyekből 332 cserje volt parazitált. E cserjékről 647 *D. rosae* gubacsot gyűjtöttem be. A cserjék koordinátáit a GPS Trackmaker 13.0 számítógépes program segítségével jelenítettem meg, és kezeltem.

A térbeli mintázatot jellemző statisztikákat (az abundancia varianciájának és átlagának aránya, a negatív binomiális eloszlás k kitevője, átlagos zsúfoltság, diszkrepanciaindex) a QP 3.0 (Rózsa és mtsai, 2000) programmal számoltam. A foltossági indexet a Lloyd (1967) cikkében megadott képlet alapján számoltam ki. A térbeli eloszlás léptékfüggőségét a *splancs*- (Rowlingson és Diggle, 1993; Bivand és Gebhardt, 2000) és *spatstat*- (Baddeley és Turner, 2005a; Baddeley és Turner, 2005b) csomagokkal számoltam ki az R statisztikai számítási környezet (R Development Core Team, 2005) segítségével.

A PID- és LIP-értékek véletlenszerű eloszlástól való eltérésének kimutatására Poisson-eloszlású pontmintázatokat szimuláltam különböző denzitási értékekre ($n=10x$; $x=1, \dots, 20$). Az ilyen módon szimulált pontmintázat a teljes térbeli randomitásnak (CSR: Complete Spatial Randomness) felel meg (Cressie, 1993). Mindegyik denzitási értékre öt ismétlést végeztem, és a denzitási értékek intervallumát a terepi adatok (10 m-es léptékű denzitás értékek) alapján határoztam meg. A szimulációt a *spatstat*-csomag segítségével végeztem az R statisztikai környezetben (R Development Core Team, 2005).

Az egyes cserjedenzitásokhoz tartozó ismétlések eloszlását dobozdiagrammal szemléltettem. A gubacsok denzitásfüggésének megállapítására négyzetes és lineáris regressziót használtam. A csoportok összehasonlítására (Mann–Whitney- és Kruskal–Wallis-teszt) és a korrelációk kiszámítására (Spearman-rangkorreláció) nem-paraméteres tesztek használtam, mivel az eloszlások aggregált, negatív binomiális jellegű eloszlások voltak. Az eloszlások teszteléséhez, korrelációs számításokhoz szintén az R statisztikai számítási környezetet használtam.

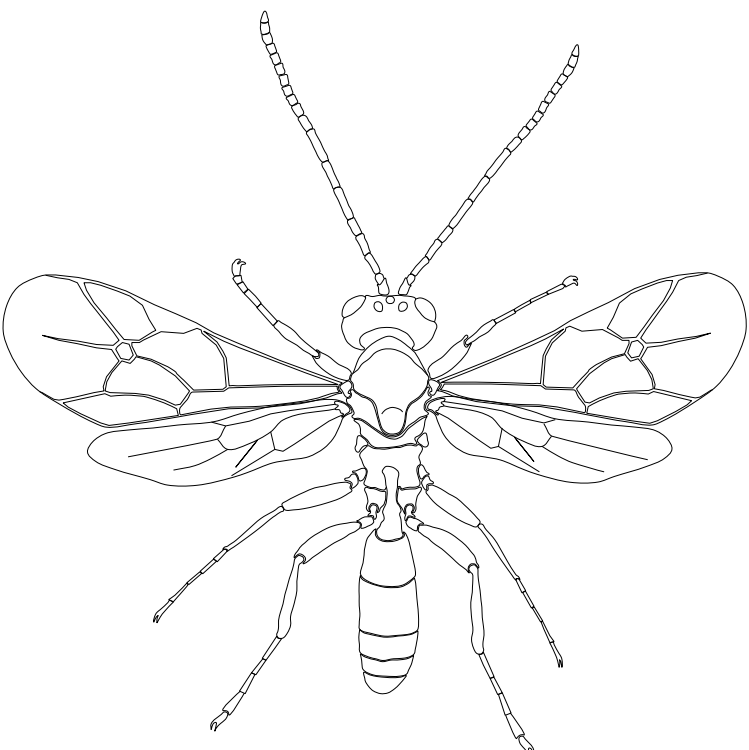
A gazdanövény téreloszlásának hatását a gubacsok parazitoidjainak denzitására, prevalenciájára, átlagos intenzitására és aggregáltságára az előbbiekben ismertetett mintavételi területeken, években vizsgáltam, valamint szintén az előző

oldalakon ismertetett módszerekkel elemeztem. A 44 kvadrát cserjéről begyűjtött gubacsokból összesen 8465 gubacsokozót, albérlőt és parazitoidot neveltem ki.

Parazitoidoknak azokat a fajokat tekintetem, amelyek leggyakrabban a *D. rosae* lárváit parazitálják, ezek az *O. mediator*, *T. bedeguaris*, *G. stigma* és a *P. bedeguaris*. Irodalmi adatok alapján ezek a parazitoidok felelősek leginkább a gubacsokozó parazitáltság okozta sikertelenségéért (Stille, 1984; Nordlander, 1973). Kiszámoltam a parazitoidok abundanciáját, prevalenciáját, az abundancia varianciájának és átlagának arányát, a negatív binomiális eloszlás k kitevőjét, az átlagos zsúfoltságot, a diszkrepanciaindexet 10×10 méteres kvadrátokra, egy cserjére és egy gubacsra. Ilyen módon, különböző léptékeken sikerült megállapítani, hogy a parazitoidok denzitása milyen kapcsolatban van a gazdanövény denzitásával, illetve téreloszlásával.

Ugyanakkor megvizsgáltam, hogy a parazitoidok denzitása és eloszlása milyen kapcsolatban van a gubacsok térbeli (10×10 méteres kvadrátok) és cserjék közötti denzitásával, hogy megtudjam melyik elem, a gazdanövény vagy a herbivor (gubacsokozó) denzitása határozza inkább a parazitoidok denzitását, illetve a gubacsok parazitáltságát.

A parazitoidok és a gazdanövény, valamint a gubacsok denzitása, eloszlásai közötti összefüggéseket Spearman-rangkorrelációval elemeztem (Hollander és Wolfe, 1973). A többszöri összehasonlításokból következő másodfajú hiba elkerülése végett a korrelációk szignifikanciaszintjeire Bonferroni-tesztet használtam (Wright, 1992; Hochberg, 1988). A statisztikai elemzéseket az R statisztikai környezetben (R Development Core Team, 2005) végeztem.



Albérőhatás

A megvizsgált gubacsokat tíz parazitoid faj és egyetlen albérő, a *P. brandtii* lakta a gubacsokozókon kívül. Két parazitoid faj, a *C. inflexa* és az *E. rosae*, az albérő, míg a többiek a gubacsokozó parazitoidjai voltak. A legnagyobb egyedszámban előforduló parazitoidok az *O. mediator*, a *T. bedeguaris* és a *G. stigma* voltak (1. táblázat).

Átlagosan egy gubacs öt kamrájában fordultak elő albérők, ami azt jelenti, hogy a kamráknak átlagosan kevesebb, mint 20%-a volt megfertőzve. Minden egyes, albérőket tartalmazó gubacsokozó kamrában átlagosan öt albérőkamra volt (2. táblázat). Az albérő aggregált eloszlást mutatott a fertőzött gubacsokban, ahol előfordult, általában nagy egyedszámban jelent meg (9a. ábra). Az albérő kamrák aránya a gubacs méretéhez képest a növekvő gubacsméret függvényében szignifikáns csökkenést mutatott ($N=24$; $r=-0,59$; $P<0,01$) (9b. ábra), míg a kirepült albérő egyedek száma független volt a gubacsok méretétől ($N=36$; $r=0,08$; $P=N.S.$) (9c. ábra).

A mintavételi helyek között szignifikáns különbséget találtam a gubacsok átlagos átmérőjében (egyutas ANOVA; $df=1$; $F=12,88$; $P<0,001$) és a kirepült egyedek számában (egyutas ANOVA; $df=1$; $F=8,30$; $P<0,01$). A fajok diverzitása nem különbözött (egyutas ANOVA; $df=1$; $F=2,03$; $P=N.S.$) a két mintavételi hely között.

A gyűjtőhelyek és az albérő jelenléte vagy hiánya erősen szignifikáns hatást mutatott minden egyes vizsgált paraméter esetében (MANCOVA; gyűjtőhelyek: Wilks' lambda=0,81; $F=12,91$; $P<0,001$; albérősség: Wilks' lambda=0,75; $F=17,84$; $P<0,001$). Miután a gyűjtőhelyek közötti különbségek hatását kovariancia-analízis segítségével kiszűrtem, még mindig megmaradt a gubacsjellemzők közötti különbség az albérőket tartalmazó és az albérőktől mentes gubacsok között (3. táblázat). A gubacsok átmérője, a kirepült egyedek száma és a Shannon-diverzitás szignifikánsan magasabb értékeket mutatott az albérők által fertőzött gubacsok esetén (4. táblázat) (10. ábra).

A gubacs mérete és a kirepült egyedek száma erős szignifikáns összefüggést mutatott az albérő nélküli gubacsok esetében mindkét mintavételi helyen (5. táblázat, 11. ábra). A növekvő gubacsmérettel párhuzamosan növekedett a kirepült egyedek száma. Viszont azoknak a gubacsoknak az esetében, amelyekben jelen volt az albérő, a gubacs mérete és a kirepült egyedek száma közötti összefüggés eltűnt (5. táblázat, 11. ábra). A kirepült egyedek száma teljes függetlenséget mutatott a gubacs átmérőjétől.

1. TÁBLÁZAT. A *DIPLOLEPIS ROSAE* ALBÉRLŐS ÉS ALBÉRLŐ NÉLKÜLI GUBACSAIBÓL KIREPÜLT ALBÉRLŐ (*PERICLISTUS BRANDTHI*) ÉS PARAZITOID FAJOK EGYEDEINEK ARÁNYA. JELÖLÉSEK: * – ALBÉRLŐ NÉLKÜLI GUBACSOK; † – ALBÉRLŐS GUBACSOK.

	Marosvásárhely				Kolozsvár			
	2001		2002		2001		2002	
	*	†	*	†	*	†	*	†
<i>Periclistus brandtii</i>	–	0,65	–	0,29	–	0,35	–	0,35
<i>Orthopelma mediator</i>	0,07	0,10	0,24	0,32	0,16	0,17	0,26	0,13
<i>Torymus bedeguaris</i>	0,28	0,04	0,07	0,01	0,12	0,15	0,13	0,05
<i>Glyphomerus stigma</i>	0,26	0,01	0,16	0,14	0,23	0,11	0,12	0,14
<i>Pteromalus bedeguaris</i>	0,17	0,04	0,06	0,02	0,01	–	0,08	0,06
<i>Torymus rubi</i>	–	–	0,01	0,01	–	–	0,01	–
<i>Caenacis inflexa</i>	–	0,04	–	0,08	–	0,01	–	0,11
<i>Eurytoma rosae</i>	–	0,03	–	0,01	–	0,03	–	0,02
<i>Eupelmus urozonus</i>	0,03	0,01	–	0,01	–	–	–	–
<i>Eupelmus vesicularis</i>	–	–	–	–	–	–	–	0,01
Eulophidae	–	–	–	–	–	–	0,01	–
Fajok száma	5	8	5	9	4	6	6	8
Kinevelt egyedek száma	69	365	941	340	270	175	1129	692
Gubacsok száma	6	7	30	9	7	5	64	17

2. TÁBLÁZAT. *PERICLISTUS BRANDTHI* ÁLTAL FERTŐZÖTT GUBACSOKBAN AZ EGY GUBACSRA ESŐ ALBÉRLŐS KAMRÁK SZÁMA ÉS SZÁZALÉKOS ARÁNYA, VALAMINT AZ EGY GUBACSOKOZÓ KAMRÁRA ESŐ ALBÉRLŐS KAMRÁK SZÁMA (2002-BEN).

	Marosvásárhely és Kolozsvár	Marosvásárhely	Kolozsvár
Gubacsok száma	26	9	17
Albérlos kamrák száma/gubacs	5,37±1,65	4,77±1,46	5,73±2,54
% albérlos kamra/gubacs	16,35±3,87	22,24±5,33	12,82±5,22
Albérlos/gubacsokozó kamra	5,55±0,78	6,71±1,16	4,86±1,02

3. TÁBLÁZAT. A MANCOVA EREDMÉNYE A GUBACSKOK ÁTMÉRŐJÉRE, A KIREPÜLT EGYEDEK SZÁMÁRA ÉS A DIVERZITÁSRA AZ ALBÉRLŐS ÉS AZ ALBÉRLŐKTŐL MENTES GUBACSKOK ESETÉBEN. A MINTAVÉTELI TERÜLETEK KÉPEZIK A KOVARIÁNST.

Variáció forrása	Függő változók	III típusú SS	df	MS	F	P
Metszéspont	Gubacsátmérő	256,19	1	256,19	1711,46	<0,001
	Egyedek száma	318,55	1	318,55	307,00	<0,001
	Diverzitás	20,67	1	20,67	144,03	<0,001
Mintavételi területek	Gubacsátmérő	4,11	1	4,11	27,48	<0,001
	Egyedek száma	34,18	1	34,18	32,95	<0,001
	Diverzitás	0,37	1	0,37	2,61	N.S.
Albérllómentes/ albérllős	Gubacsátmérő	0,80	1	0,80	5,37	<0,05
	Egyedek száma	18,40	1	18,40	17,73	<0,001
	Diverzitás	4,98	1	4,98	34,74	<0,001

4. TÁBLÁZAT. AZ ALBÉRLŐS ÉS ALBÉRLŐKTŐL MENTES GUBACSKOK ESETÉBEN A MEGVIZSGÁLT HÁROM, NEM TRANSZFORMÁLT ADATSOR ÁTLAGAI ÉS AZ ÁTLAGOK SZÓRÁSA. JELÖLÉSEK: * – ALBÉRLŐKTŐL MENTES GUBACSKOK; † – ALBÉRLŐS GUBACSKOK.

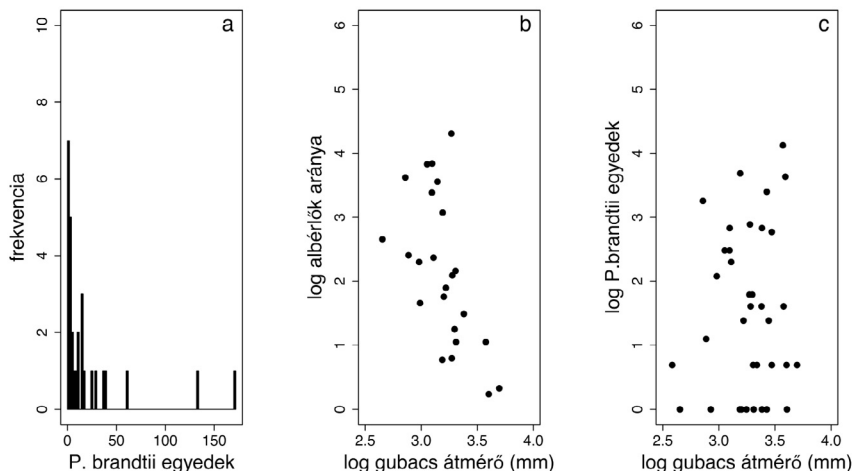
	Marosvásárhely		Kolozsvár	
	*	†	*	†
Gubacsok száma	36	16	71	22
Gubacsok átmérője (mm)	28,8±1,37	29,22±2,3	22,89±1,34	28,78±1,6
Kirepült egyedek száma	27,94±4,01	44,06±9,91	19,7±3,28	39,31±8,52
Shannon-diverzitás	0,76±0,05	1,12±0,08	0,66±0,04	1,12±0,09

5. TÁBLÁZAT. A GUBACSÁTMÉRŐK ÉS A KIREPÜLT EGYEDEK SZÁMAI KÖZÖTTI KORRELÁCIÓK AZ ALBÉRLŐS ÉS AZ ALBÉRLŐMENTES GUBACSKOKBAN.

		Marosvásárhely	Kolozsvár
Albérllómentes	Pearson r	0,79	0,81
	P	<0,001	<0,001
	Gubacsok száma	36	71
Albérllős	Pearson r	0,46	0,23
	P	>0,05	>0,05
	Gubacsok száma	16	22

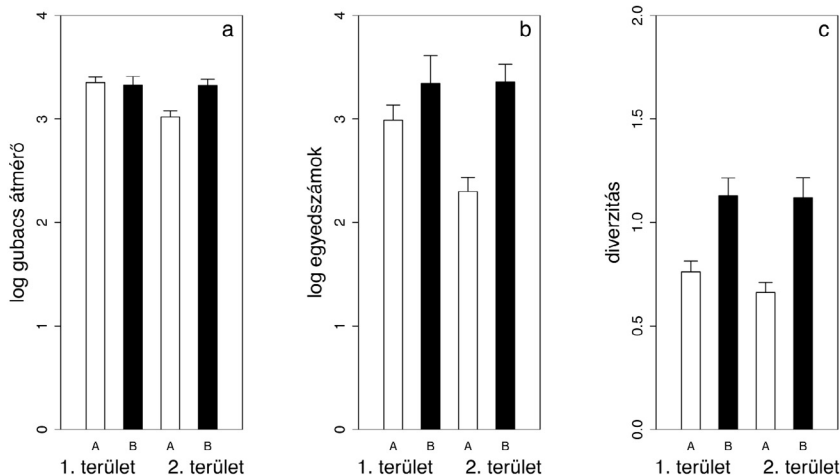
9. ábra.

a. – A kirepült *Periclistus brandtii* egyedek aggregált eloszlása az albérlős gubacsok között; b. – A gubacsok átmérőjének és az albérlők (*P. brandtii*) arányának negatív korrelációja ($r=-0,59$, $P<0,01$); c. – A gubacsok átmérőjének és a kirepült albérlő (*P. brandtii*) egyedek számának függetlensége ($r=0,08$, $P=N.S.$).



10. ábra.

Az albérlő jelenlétének hatása: a. – a gubacsok átlagos átmérőjére; b. – a kirepült egyedek számára; c. – és a fajok diverzitására; A – albérlő nélküli gubacsok, B – albérlős gubacsok.

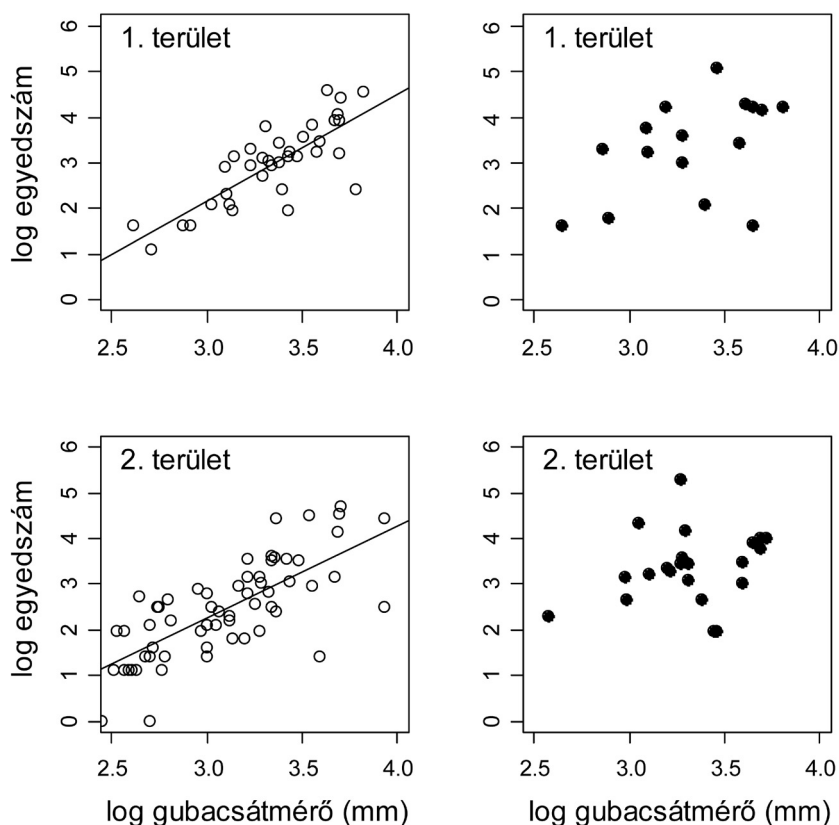


Gubacsméretehatás

A megvizsgált gubacsokat tizenegy faj lakta. Ezekből kilenc faj parazitoid, egy az albérlő, és egy maga a gubacsokozó. A legnagyobb egyedszámban előforduló parazitoidok az *O. mediator*, a *T. bedeguaris*, a *G. stigma* és a *C. inflexa* voltak (5. táblázat, 6. táblázat).

A gyűjtési évek és területek között a gubacskamrák, a kirepült és ki nem repült egyedek száma nem mutatott szignifikáns különbségeket, ezért a gubacsokat, mint egyetlen adatsorba tartozókat egy csoportként elemeztem. A négy mintavételi területről származó gubacsok kamraszámai között nem volt szignifikáns különbség (Kruskal–Wallis-teszt: $df=3$; $\chi^2=0,43$; $p=0,93$; $n=207$). A három mintavételi év

11. ábra.
Az albérlő (*Periclistus brandtii*) megjelenésének következtében a gubacsátmérő és a kirepült egyedek száma közötti összefüggés eltűnik. Jelölések: o – albérlő nélküli gubacsok; ● – albérlős gubacsok.



gubacsainak kamraszámai sem tértek el szignifikánsan egymástól (Kruskal–Wallis-teszt: $df=2$; $\chi^2=0,72$; $p=0,69$; $n=207$). A kirepült gubacsokozók száma nem különbözött mintavételi területek (Mann–Whitney-U-teszt: $U=1340,5$; $p=0,58$; $n=112$) és évek összefüggésében (Mann–Whitney-U-teszt: $U=1197,5$; $p=0,38$; $n=112$). A ki nem repült imágók száma sem mutatott szignifikáns eltéréseket mintavételi területekre (Kruskal–Wallis-teszt: $df=3$; $\chi^2=2,32$; $p=0,5$; $n=207$) vagy évekre vonatkozóan (Kruskal–Wallis-teszt: $df=2$; $\chi^2=1,02$; $p=0,59$; $n=207$). Ugyanakkor az összes parazitoid imágók (kirepült és ki nem repült) száma nem mutatott eltérést az előbbi eredményektől (területek – Mann–Whitney-U-teszt: $U=1323$; $p=0,54$; $n=112$; évek – Mann–Whitney-U-teszt: $U=1361,5$; $p=0,82$; $n=112$).

A laboratóriumban nevelt és a természetes körülmények között nevelkedett gubacsok esetében tapasztalt ki nem repült egyedek arányainak összehasonlítása nem fedett fel szignifikáns eltéréseket (Mann–Whitney-U-teszt: $U=5122$; $p=0,64$; $n=207$) (7. táblázat). Ezért úgy gondolom, hogy a gubacsszövetek kiszáradása, valamint az állandó hőmérséklet nincs hatással a bábokból kikelt egyedek kirepülési sikertelenségére.

6. TÁBLÁZAT. A LABORATÓRIUMI KÖRÜLMÉNYEK KÖZÖTT NEVELT GUBACSKÓKBÓL TIZENEGY FAJ EGYEDEI REPÜLTEK KI.

Mintavételi területek Mintavételi évék	Marosvásárhely		Kolozsvár	
	2001	2002	2001	2002
<i>Diplolepis rosae</i>	44	323	164	359
<i>Orthopelma mediator</i>	42	205	94	235
<i>Torymus bedeguaris</i>	33	48	82	137
<i>Torymus rubi</i>	1	1	11	4
<i>Glyphomerus stigma</i>	23	123	108	120
<i>Pteromalus bedeguaris</i>	25	46	7	77
<i>Caenacis inflexa</i>	236	62	66	210
<i>Periclistus brandtii</i>	14	13	1	73
<i>Eurytoma rosae</i>	6	1	2	4
<i>Eupelmus urozonus</i>	0	0	0	4
<i>Eeupelmus vesicularis</i>	10	1	7	13
Kirepült egyedek száma	434	823	542	1236
Gubacsok száma	13	30	23	56
Kamrák száma	576	1152	842	2281

Ha a gubacsokat kamraszám szempontjából egyenként vesszük figyelembe, a leggyakoribb gubacsméret (n=9) 10 kamrás volt (12. ábra).

Ha csoportonként nézzük, akkor kevesebb volt azoknak a gubacsoknak a száma, amelyek 1–10 kamrából álltak (n=33, 15,13%), mint a 11–20 kamrából (n=46, 21,10%) állóké. Ez utóbbiak után következtek a 21–30 kamrás (n=45, 20,64%) gubacsok, míg a 31–40 kamrásak csak 13,3%-át (n=29) képezték a teljes gubacsmintának (n=221). Azok a gubacsok, amelyeket 40-nél több kamra alkotott, csak 36,23%-át (n=80), míg a 40 kamránál kevesebbel rendelkező gubacsok 63.76%-át (n=141) képezték a teljes mintának (12a. ábra). A kamraszámok frekvenciájának az eloszlása mintavételi területek és évek között állandóságot mutatott (12b. ábra).

Az átlagos gubacsmérethez viszonyítva a frissen kikelt gubacsokozók kirepülési sikere 12,18%-os volt, míg gubacsokozók átlagosan 8,18%-a képtelen volt kirepülni. A parazitoidok aránya 58,88% volt, amelyből 48,58% kirepült a gubacsokból, 10,36%-uk viszont nem tudott kirepülni. A fennmaradt kamrák 5,53%-a elpusztult lárvákat és bábokat tartalmazott (7. táblázat, 13. ábra).

Összességében a 4835 kamrát tartalmazó 122 gubacsból 3035 egyedet neveltem ki (5. táblázat). Az összes kinevelt egyedből 890 volt gubacsokozó. A gubacsokozó parazitoidjaiból az *O. mediator* valódi fürkész volt a leggyakoribb

7. TÁBLÁZAT. NAGY MENNYISÉGŰ GUBACSLAKÓ REKEDT A GUBACSOKBAN A BÁBOKBÓL VALÓ KIKELÉS UTÁN, AMELYEKET A GUBACSOK FELBONTÁSA UTÁN SZÁMOLTAM MEG.

Nevelés Területek Évek	Laboratóriumi körülmények				Természetes körülmények			
	Kolozsvár		Msvhely		Msvhely	Emőd	Sáránd	Tépe
	2001	2002	2001	2002	2004	2004	2004	2004
<i>D. rosae</i>	39	244	105	75	45	29	99	46
<i>O. mediator</i>	37	136	24	53	37	13	119	25
<i>T. bedeguaris</i>	13	14	3	5	15	2	10	2
<i>T. rubi</i>	2	4	0	1	0	4	1	3
<i>G. stigma</i>	10	19	10	8	6	4	3	0
<i>P. bedeguaris</i>	1	13	1	1	16	12	8	2
<i>C. inflexa</i>	34	48	5	12	2	13	1	12
<i>P. brandtii</i>	0	19	0	3	7	10	13	6
<i>E. rosae</i>	0	3	0	0	4	0	0	1
<i>E. urozonus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>E. vesicularis</i>	0	2	0	1	0	1	3	0
Halott lárvák	10	99	15	41	78	52	56	7
Halott bábok	0	24	0	1	5	37	3	1
Összes halott	146	625	163	201	215	178	316	105
Gubacssz.	23	56	13	30	29	29	29	12
Kamrák sz.	842	2281	576	1152	1032	1151	1194	357

576 kirepült egyeddel. Öt követte a hosszúfarkú fémfűrkészek közül a *G. stigma* (374 egyed) és a *T. bedeguaris* (300 egyed). A *P. bedeguaris*, amely általában a *D. rosae* parazitoidja, sokkal kisebb egyedszámban volt jelen (155 egyed). Az albérlők száma az összes kinevelt egyedszám 5%-át sem érte el (3,32%-ot kitevő 101 imágó), amíg az albérlő leggyakoribb parazitoidja, a *C. inflexa*, elérte a 18,91%-ot (574 imágó). Más parazitoidok, mint az *E. rosae*, *E. urozonus* és *E. vesicularis* igen kis számban voltak jelen (összesen 1,58%-ot kitevő 48 egyed). Az összes kamra 62,77%-ából repültek ki bábokból kikelt hártványászárnyúak (5. táblázat).

A gubacsok felszeletelése, felbontása után összesen 1949 egyedet találtam a 221 gubacs 8585 kamrájában (6. táblázat). Az összes ki nem repült egyedből 682 (majdnem 35%) gubacsokozó volt. A *D. rosae* parazitoidjai közül csak az *O. mediator* volt gyakori 774 egyeddel (22,78%), a többiek együttvéve sem érték el az 5%-ot. Érdekes, hogy az albérlőnek csak 58 egyedét (2,98%) találtam meg, míg a leggyakoribb parazitoidja, a *C. inflexa* 6,52%-ot tett ki (127 egyed). A fennmaradó többi parazitoid 1%-ot sem ért el. Ugyancsak magas lárvagyedyszámmal kellett

8. TÁBLÁZAT. LABORATÓRIUMI ÉS TERMÉSZETES KÖRÜLMÉNYEK KÖZÖTT KIREPÜLT/KI NEM REPÜLT GUBACSKOZÓZÓK ÉS PARAZITOIDOK, VALAMINT A KAMRASZÁMHOZ VISZONYÍTOTT ARÁNYAIK (NA=NINCS ADAT).

Nevelés	Laboratóriumi körülmények				Természetes körülmények			
Területek	Kolozsvar		Msvhely		Msvhely	Emőd	Sáránd	Tépe
Évek	2001	2002	2001	2002	2004	2004	2004	2004
Gubacsszám	23	56	13	30	29	29	29	12
Kamraszám	842	2281	576	1152	1032	1151	1194	357
Átl. kamraszám	36,59	41,47	44,4	38,4	35,58	39,68	41,17	29,75
Kirepült								
<i>D. rosae</i>	164	359	44	323	na	na	na	na
Parazitoidok	378	877	390	500	na	na	na	na
Összes	542	1236	434	823	na	na	na	na
Ki nem repült								
<i>D. rosae</i>	164	244	105	75	45	29	99	46
Parazitoidok	97	258	43	84	87	60	158	51
Lárva, báb	10	123	15	42	83	89	59	8
Összes	271	625	163	201	215	178	316	105
Kirepült								
<i>D. rosae</i> (%)	8,86	12,05	9,97	17,85	na	na	na	na
parazitoid (%) (%)	39,61	45,54	56,19	52,97	na	na	na	na
összes (%)	48,47	57,59	59,65	70,82	na	na	na	na
Ki nem repült								
<i>D. rosae</i> (%)	7,20	8,42	23,41	3,48	6,35	1,69	5,74	9,12
parazitoid (%) (%)	10,76	10,89	9,03	10,51	9,60	5,68	12,63	13,75
lárva, báb (%)	1,21	5,90	3,21	6,54	5,38	12,99	3,75	5,29
Összes %	19,17	25,21	35,73	20,53	21,33	20,37	22,12	28,16
Összes								
%	67,64	82,80	95,38	91,35	na	na	na	na

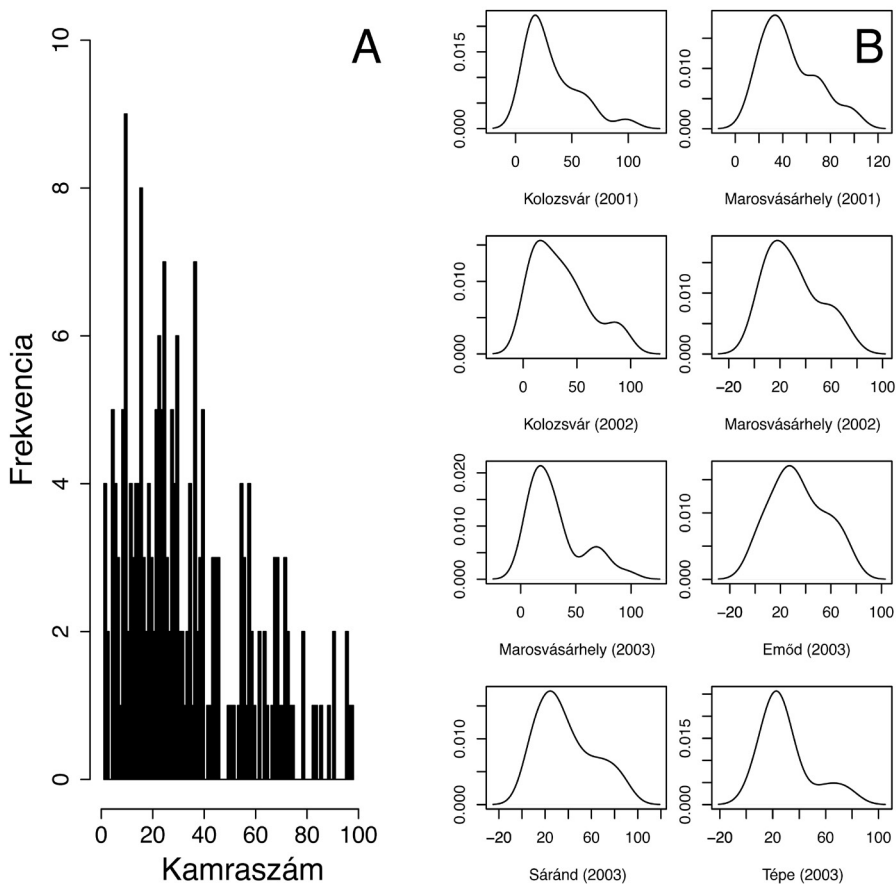
számolni (n=358), amely az összes bennpusztult egyed majdnem 20%-át alkotta, és 5% bennpusztult bábót (n=71) találtam. Az összkamraszám 22,7%-ában találtam elpusztult, gubacsban maradt egyedeket (6. táblázat).

A gubacsméret (kamraszám) növekedésével a kirepült *D. rosae* egyedek száma (Spearman-rangkorreláció: $\rho=0,42$; $p<0,001$; $n=112$), az összes bennpusztult egyedek száma (Spearman-rangkorreláció: $\rho=0,67$; $p<0,001$; $n=207$), és az összes parazitoidok száma (Spearman-rangkorreláció: $\rho=0,47$; $p<0,001$; $n=112$) szignifikánsan növekedett.

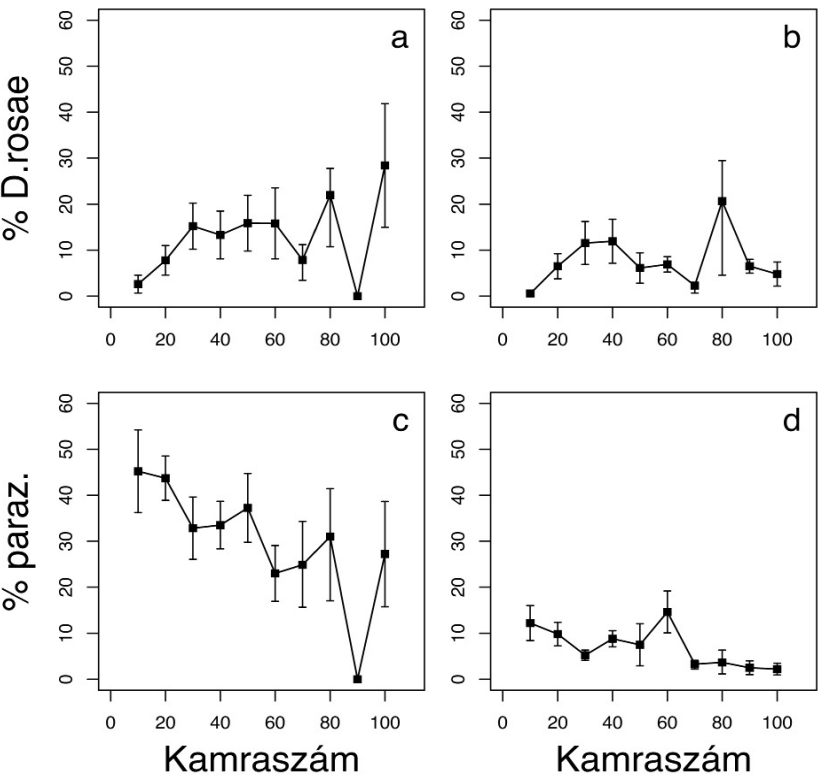
A kamraszám és az egy gubacsra eső, kirepült *D. rosae* egyedek száma szignifikáns pozitív korrelációt mutatott (Spearman-rangkorreláció: $\rho=0,32$; $p=0,001$; $n=112$). Viszont a kamraszám növekedésével az egy gubacsra eső kirepült parazitoidok száma szignifikánsan csökkent (Spearman-rangkorreláció: $\rho=-0,29$; $p<0,01$; $n=112$). Az egy gubacsra eső ki nem repült egyedek száma a kamraszámmal nem mutatott szignifikáns összefüggést (Spearman-rangkorreláció: $\rho=0,05$; $p>0,05$; $n=207$). Bonferroni-korrekció alkalmazása után leszámítva az utolsót, az előző hat korreláció $p=0,05$ -ös szinten szignifikáns maradt.

A nagyobb kamraszámmal rendelkező gubacsok kisebb számban fordultak elő, mint a kevesebb kamrával rendelkezők (12. ábra). A kirepült egyedek száma (Spearman-rangkorreláció: $\rho=-0,16$; $p=0,08$; Bonferroni-korrekció után $p=0,24$; $n=112$) és az összes parazitoid száma (Spearman-rangkorreláció: $\rho=-0,14$; $p=0,13$; Bonferroni-korrekció után $p=0,39$; $n=112$) nem mutatott korrelációt a gubacsok kamraszámának frekvenciájával. Ugyanakkor az összes bennpusztult egyedek száma (Spearman-rangkorreláció: $\rho=-0,26$; $p=0,004$; Bonferroni-korrekció után

12. ábra.
Az összes vizsgált gubacs
($n=207$) kamraszámainak
frekvenciái (A) és a
kamraszám-frekvenciák
denzitásgörbéi külön-
külön a mintavételi
területekre és évekre
elosztva (B).



13. ábra.
Gubacsméret (kamraszám)
függvényében a. – a
kirepült; b. – a ki nem
repült gubacsokozók,
valamint c. – a kirepült;
d. – a ki nem repült
parazitoidok átlagos
százaléka \pm átlagszórása
(n=112).



9. TÁBLÁZAT. A KIREPÜLT ÉS BENNMARADT EGYEDEK ARÁNYAINAK NEM, CSAK A SZÁMUKNAK VOLT ÖSSZEFÜGGGÉSE A KAMRASZÁMMAL. A KAMRASZÁMOK FREKVENCIÁJÁT NEM MAGYARÁZZÁK SEM ARÁNYAIK, SEM SZÁMAIK.

Függő változó	Kamrák száma			
Magyarázó változó	hibaeloszlás	diszp. param.	T	p
Kirepült <i>D. rosae</i>	kvázi-Poisson	13,13	3,40	<0,001
Összes parazitoid	kvázi-Poisson	13,13	3,49	<0,001
Összes halott	kvázi-Poisson	13,13	3,64	<0,001
Kirepült <i>D. rosae</i> (%)	kvázi-Poisson	15,16	2,09	0,03
Összes parazitoid (%)	kvázi-Poisson	15,16	-3,16	0,002
Összes halott (%)	kvázi-Poisson	15,16	-0,50	0,61
Függő változó	Kamraszám-frekvencia			
Magyarázó változó	hibaeloszlás	diszp. param.	Z	p
Kirepült <i>D. rosae</i>	Poisson	0,99	-1,79	0,07
Összes parazitoid	Poisson	0,99	-1,84	0,06
Összes halott	Poisson	0,99	-1,20	0,22
Kirepült <i>D. rosae</i> (%)	Poisson	1,09	-1,66	0,09
Összes parazitoid (%)	Poisson	1,09	-0,77	0,43
Összes halott (%)	Poisson	1,09	1,06	0,28

$p=0,01$; $n=112$) erősen szignifikáns negatív korrelációt mutatott a kamraszámok frekvenciájával. A gubacsokozók kikelési sikere (Spearman-rangkorreláció: $\rho=-0,11$; $p=0,21$; $n=112$), az összes bennpusztult egyedek aránya (Spearman-rangkorreláció: $\rho=0,00$; $p=0,99$; $n=112$) és a parazitáltság (Spearman-rangkorreláció: $\rho=0,10$; $p=0,25$; $n=112$) nem mutatott összefüggést a gubacsok kamraszámának frekvenciájával.

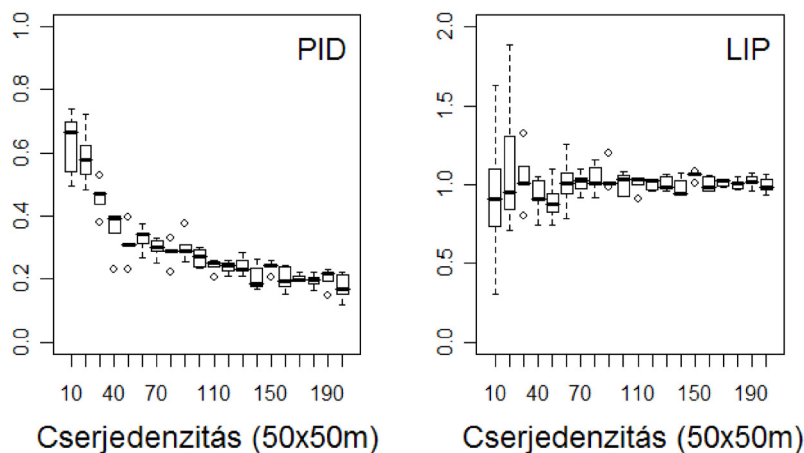
Poisson- és kvázi-Poisson hibaeloszlású általánosított lineáris modellek használata a kamraszámok és a kamraszámok frekvenciájának és a kikelési sikernek, a bennpusztulási valószínűségnek és a parazitáltságnak, valamint a kirepült egyedek, bennmaradt egyedek és parazitoidok számának kapcsolatára nem vezetett a korrelációk elemzésénél már tapasztalt eredményektől eltérőekhez, leszámítva, hogy az összes bennpusztult egyedek száma nem mutatott szignifikáns összefüggést a kamraszámok frekvenciájával (8. táblázat).

A *Rosa* sp. térbeli eloszlásának hatása a *D. rosae* általi fertőzöttségre

A megmintázott 44 kvadrátból az elemzéseket $N=36$ kvadrátra végeztem el, mivel nyolc esetben a cserjék vagy gubacsok egyedszáma egységnyi volt. A kielemezett 36 kvadrátban összesen 994 cserje volt, amelyekből 332 egyeden (32,5%) 975 *D. rosae* gubacsot találtam (9. táblázat). Mind a nyolc gyűjtőhelyen 3-3 kvadrátot vettem fel, néhány kivételtől eltekintve (lásd *Anyag és módszer*), így a kihagyott kvadrátok révén az egyes mintavételi területek elemezhető kvadrátainak száma egyenlőtlen eloszlású.

A különböző denzitási értékekre szimulált Poisson-eloszlású pontmintázatok a PID esetén erős denzitásfüggést mutattak (négyzetes regresszió; $r^2=0,98$; $p<0,001$) (14. ábra), míg a LIP-értékek a denzitástól függetlenek voltak (lineáris regresszió; $r^2=0,009$; $p=0,86$) (14. ábra).

14. ábra.
A cserjék 50×50 méteres kvadrátonkénti denzitásának és a diszkrepanciaindexnek (PID), valamint a foltosság indexnek (LIP) a kapcsolata Poisson-eloszlású szimulációs pontmintázatok esetén. Az egyes cserjedenzitásokhoz tartozó ismétlések eloszlását dobozdiagrammal szemléltettem.



10. TÁBLÁZAT. A NYOLC MINTAVÉTELI HELY 36 KVADRÁTJÁN FELMÉRT *ROSA SP.* CSERJÉKEN ELŐFORDULÓ *D. ROSA* GUBACSKOK PARAZITÁLTSÁGI MUTATÓI.

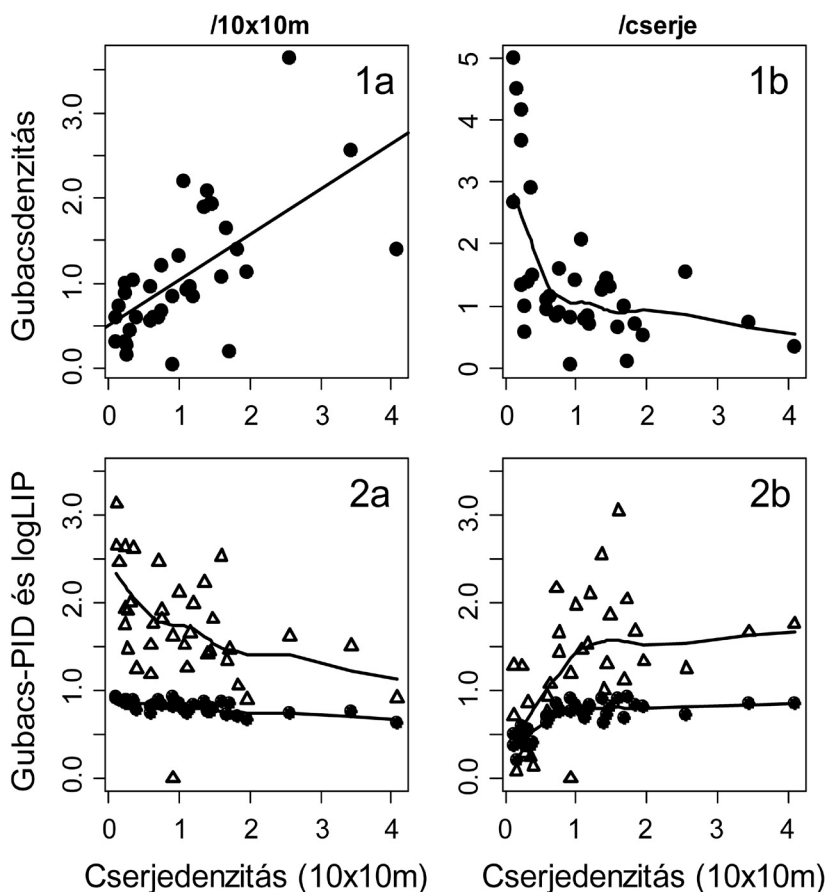
Terület	Cserjék száma	Fert. száma	Gubacsok száma	átl. prev.	var./ int.	átl. átlag	abund	PID	LIP
2004									
Berettyóújfalu	86	18	82	20,90	3,56	4,18	0,74	0,85	5,30
Tépe	40	6	26	15,00	4,33	14,01	0,65	0,92	21,00
	37	17	56	45,90	3,12	4,87	1,43	0,73	3,71
Marosvásárhely	26	6	37	23,10	6,17	9,74	1,42	0,84	7,15
	64	32	102	50,00	3,09	4,84	1,55	0,72	3,48
	37	11	48	29,70	4,36	8,05	1,30	0,81	6,42
Szénafüvek: út	23	8	21	30,80	2,63	2,87	0,81	0,76	3,31
	6	5	25	83,30	5,00	4,17	4,17	0,43	1,76
Szénafüvek: legelő	43	3	5	6,70	1,67	1,73	0,11	0,92	7,64
	103	20	34	19,40	1,75	2,63	0,34	0,86	5,79
Bükk	8	5	11	62,50	2,20	2,90	1,38	0,56	2,38
	15	7	14	46,70	2,00	2,06	0,93	0,63	2,14
Hajtásvölgy	23	1	1	4,30	1,00	1,00	0,04	0,92	1,00
	27	11	66	40,70	5,09	7,90	2,07	0,76	4,33
	38	6	49	15,80	7,83	15,53	1,24	0,90	12,70
2005									
Berettyóújfalu	42	21	27	50,00	2,00	3,07	1,00	0,69	3,07
	40	25	35	62,50	2,08	3,28	1,30	0,63	2,75
	29	12	21	41,40	1,92	1,93	0,79	0,69	2,18
Tépe	9	7	26	77,80	3,71	1,77	2,89	0,38	1,27
	7	4	7	57,10	1,75	1,33	1,00	0,50	1,33
Marosvásárhely	3	2	15	66,70	7,50	6,20	5,00	0,37	2,04
	22	8	24	36,40	3,00	2,70	1,09	0,70	2,56
	7	4	4	57,10	1,00	0,50	0,57	0,38	0,12
Szénafüvek: út	14	5	15	35,70	3,20	3,21	1,14	0,70	2,94
	4	4	18	100,00	4,50	1,41	4,50	0,20	1,09
Szénafüvek: legelő	29	10	24	34,50	2,40	3,98	0,83	0,77	4,59
	19	6	15	31,60	2,83	3,84	0,89	0,77	4,19
	3	1	8	33,30	8,00	8,00	2,67	0,50	3,62
Bükk	6	4	21	66,70	5,50	10,55	3,67	0,60	3,60
	10	8	10	80,00	1,88	1,22	1,50	0,41	1,15
	6	4	7	66,70	2,00	1,70	1,33	0,46	1,53
Hajtásvölgy	30	8	21	26,70	2,63	6,02	0,70	0,83	8,17
	19	6	30	31,60	5,00	7,69	1,58	0,78	5,23
	18	3	15	16,70	5,00	7,38	0,83	0,85	8,69
Emőd	52	12	25	23,10	2,25	2,45	0,52	0,82	3,79
	49	12	30	24,50	2,92	4,08	0,71	0,84	5,34

A terepi adatokra kiszámolt PID (Mann–Whitney-U-teszt; $U=182,5$; $p<0,001$) és LIP (Mann–Whitney-U-teszt; $U=569,5$; $p<0,001$)-értékek szignifikánsan magasabbak voltak, mint a szimulált, Poisson-eloszlású pontthalmazokra kiszámolt értékeik. A Megfigyelt adatokra ($N=36$) a PID mediánja 0,66 és a LIP mediánja 1,57. A szimulált adatokra ($N=100$) a PID mediánja 0,25 és a LIP mediánja 1,01.

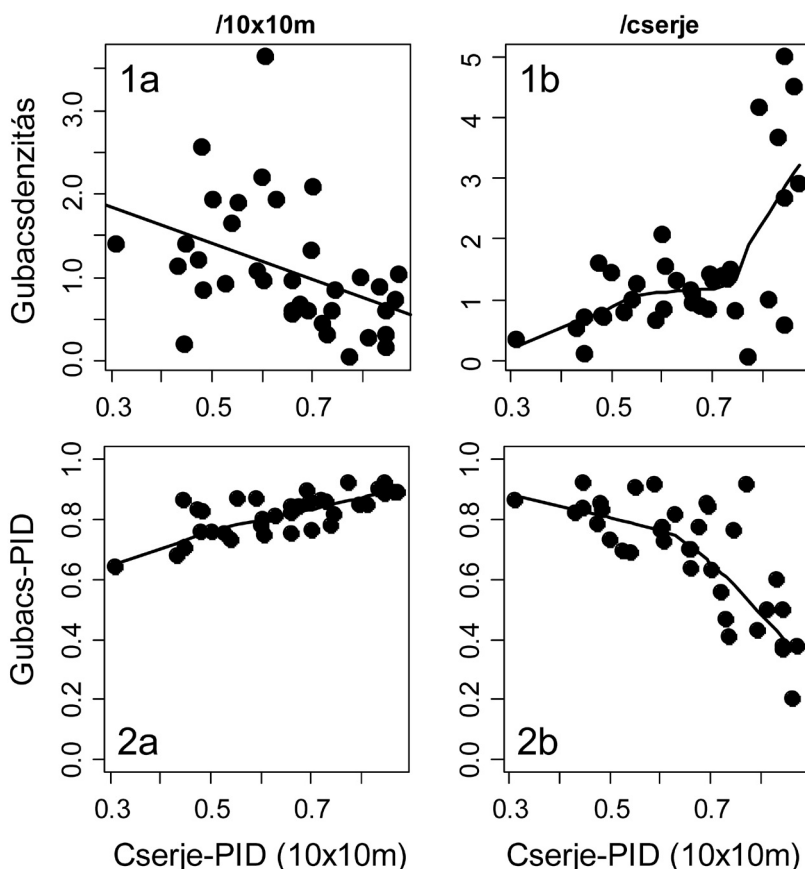
A cserjék száma erősen változó volt (minimum=3; medián=23,0; maximum=103), ami a mintavételi területektől függött (Kruskal–Wallis-teszt; $\chi^2=15,31$; $df=7$; $p=0,03$). A cserjék térbeli mintázata a LIP alapján saját denzitásuktól független volt (Spearman-rangkorreláció: $\rho=0,70$; $\rho=-0,06$; $N=36$), míg a PID alapján erősen denzitásfüggő (Spearman rang-korreláció: $p<0,001$; $\rho=-0,84$; $N=36$).

A gubacsok száma a mintavételi területektől független volt (Kruskal–Wallis-teszt; $\chi^2=9,16$; $df=7$; $p=0,24$). A gubacsok száma (denzitása) 10×10 méteres kvadrátokban pozitívan korrelált a cserjék denzitásával (15/1a. ábra, 10. táblázat), míg az egy cserjén található gubacsszám negatív cserjedenzitás-függőséget mutatott (15/1b. ábra, 10. táblázat). Az első összefüggés lineáris volt, míg a második négyzetes (15/2a., 2b. ábra).

15. ábra.
A cserjedenzitás
kapcsolata a különböző
léptékű (10×10 méteres
kvadrátonkénti;
cserjénkénti) *D. rosae*
gubacsdenzitással
és aggregáltsággal
(diszkrepanciaindex (●—
PID) és a foltossági index
logaritmus (Δ—logLIP).



16. ábra.
A cserjeaggregátság
kapcsolata a különböző
léptékekre (10×10
méteres kvadrátonkénti;
cserjénkénti) jellemző *D.
rosae* gubacsdenzitással és
aggregátsággal (PID).



A gubacsok térbeli eloszlása a LIP alapján függött a cserjék denzitásától, a növekvő cserjedenzitással csökkent a gubacsok térbeli foltossága (15/2a. ábra, 10. táblázat). A PID alapján is szignifikánsan csökkent a gubacsok aggregációja a növekvő cserjedenzitással (15/2a. ábra, 11. táblázat). A gubacsok cserjénkénti eloszlása a LIP és PID alapján pozitív cserjedenzítés-függést mutatott (15/2b. ábra), amely szerint a gubacsok cserjénkénti aggregációja nő a cserjék denzitásával (10. táblázat).

A gubacsok térben és cserjéken való előfordulásának mintázatát a cserjék térbeli mintázata csak a PID esetén befolyásolja. A LIP értékeitől független a gubacsok térbeli (Spearman-rangkorreláció: $p=0,21$; $\rho=0,21$; $N=36$) és cserjénkénti (Spearman-rangkorreláció: $p=0,57$; $\rho=-0,09$; $N=36$) eloszlása is. A cserjék aggregátságának növekedésével a gubacsok térbeli aggregációja lineárisan csökkent, míg a cserjénkénti aggregációjuk exponenciális növekedést mutatott (16/1a., 1b. ábra, 10. táblázat). A cserjék térbeli tömörülésével a gubacsok térbeli aggregációja lineárisan nőtt, míg a cserjénkénti exponenciálisan csökkent (16/2a., 2b. ábra, 10. táblázat).

11. TÁBLÁZAT. A GUBACSKOK TÉRBELI ÉS CSERJÉNKÉNTI DENZITÁSÁT ÉS ELOSZLÁSÁT BEFOLYÁSOLJA A CSERJÉK TÉRBELI ELOSZLÁSA ÉS AGGREGÁCIÓJA, MÍG A CSERJÉK MÉRETEI (FITNESZMUTATÓ) NINCSENEK HATÁSSAL A GUBACSKOK DENZITÁSÁRA ÉS ELOSZLÁSÁRA.

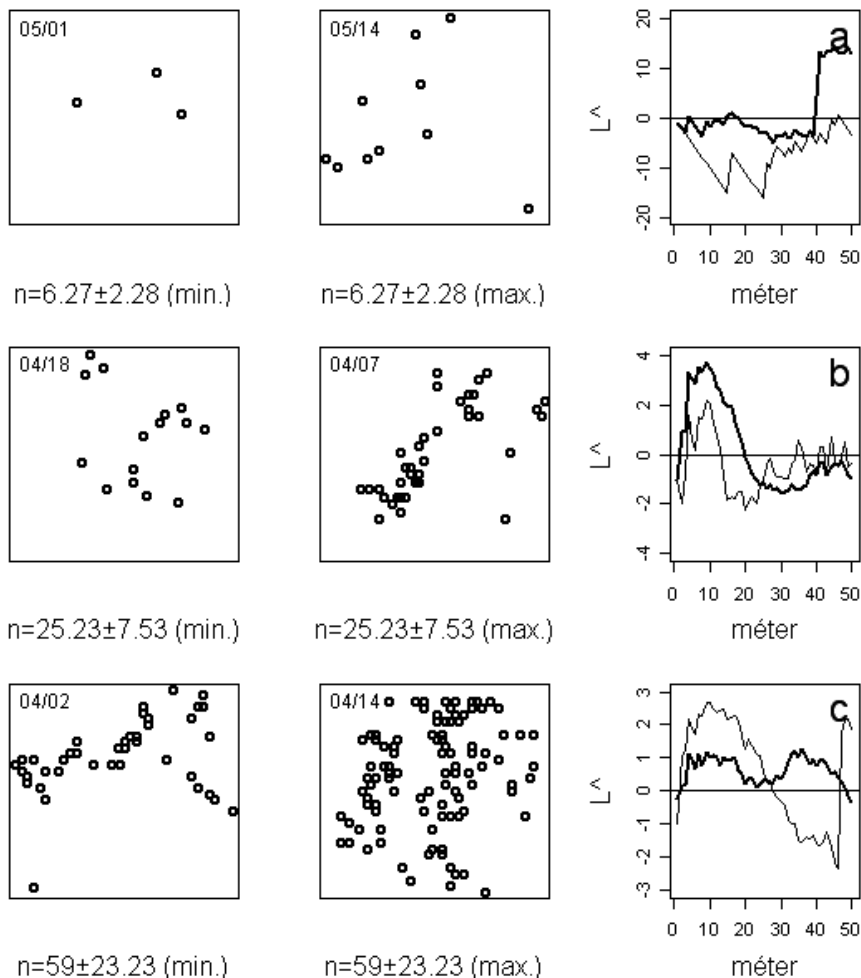
10×10 méter					
	Gubacs.denz.	Gub.prev.	Gub.intenz.	Gub.-PID	Gub.-LIP
Cserjedenz.					
Spearman ρ	0,64	0,74	−0,03	−0,66	−0,53
p	<0,001	<0,001	0,82	<0,001	<0,001
Bonf.-teszt p	<0,001	<0,001	1,00	<0,001	<0,01
Cserje-PID					
Spearman ρ	−0,50	−0,70	0,17	0,67	0,49
p	0,001	<0,001	0,31	<0,001	<0,01
Bonf.-teszt p	0,01	<0,001	1,00	<0,001	<0,001
Cserjénkénti					
	Gub.denz.	Gub.prev.	Gub.intenz.	Gub.-PID	Gub.-LIP
Cserjedenz.					
Spearman ρ	−0,56	−0,63	−0,20	0,74	0,62
p	<0,001	<0,001	0,22	<0,001	<0,001
Bonf.-teszt p	<0,001	<0,001	1,00	<0,001	<0,01
Cserje-PID					
Spearman ρ	0,51	0,61	0,15	−0,71	−0,68
p	0,001	<0,001	0,37	<0,001	<0,001
Bonf.-teszt p	0,01	0,001	1,00	<0,001	<0,001
Cserjemagasság (cm) ^A					
	10×10m	cserjén.	Cserjeátmérő (cm) ^B		A×B
			10×10m	cserjén.	cserjén
Gubacsdenz.					
Spearman ρ	−0,23	0,20	−0,22	0,27	0,29
p	0,16	0,23	0,18	0,10	0,08
Bonf.-teszt p	1,00	1,00	1,00	1,00	0,85
Gubacs-PID					
Spearman ρ	0,05	−0,32	0,17	−0,31	−0,37
p	0,77	0,05	0,31	0,06	0,02
Bonf.-teszt p	1,00	0,50	1,00	0,62	0,24

A *D. rosae* prevalenciája 10×10 méteres léptékben pozitívan korrelált a cserjék denzitásával, de a cserjékre kiszámolt gubacsprevalencia negatív összefüggést mutatott. A gubacsok prevalenciája 10×10 méteres léptékben negatívan, egy cserjére kiszámolva pozitívan korrelált a cserjék térbeli mintázatával (PID) (10. táblázat).

A parazitált cserjék méretei (magasság×átmérő) a növekvő cserjedenzitással negatív korrelációt mutattak (Spearman-rangkorreláció: $p<0,01$; $\rho=-0,45$; $N=36$). A gubacsok cserjénkénti denzitása és aggregációja független volt a cserjék méreteitől (10. táblázat).

17. ábra.

A cserjék térbeli eloszlása az \hat{L} értékek alapján kis denzitásnál erősen léptékfüggő, amely a nagyobb denzitás felé csökken. a. – $N \approx 10$ eset; b. – $N \approx 50$ eset; c. – $N \approx 100$ eset. ($\hat{L} : y > 0$ egyenletes térbeli eloszlás; $y = 0$ véletlenszerű térbeli eloszlás; $y < 0$ aggregált térbeli eloszlás), és különböző cserjedenzitású kvadrátok térképei.



A cserjék térbeli eloszlása (50×50 méteres kvadráton belül) az \hat{L} értékek alapján kis denzitásnál erősen léptékfüggő, míg nagyobb cserjedenzitásnál kevésbé (17. ábra). A lépték növelése a 0×0 méteres kvadráttól az 50×50 méteres kvadrátig való növelést jelenti. Ha 10-nél kevesebb vagy 10 cserje van egy 50×50 méteres kvadrátban, akkor a lépték növelésével a cserjék eloszlása az aggregáltból egyenletessé válik (17a. ábra), és 10×10 méteres kvadrátnál a cserjék eloszlása véletlenszerű ($n < 10$), vagy aggregált ($n = 10$).

Ha egy 50×50 méteres kvadrátban 10 és 50 közötti cserje található, kevesebb cserje esetén ($n = 18$) kis léptéknél a cserjék térbeli eloszlása egyenletes, majd a növekvő léptékkal véletlenszerűvé válik. Több cserje esetén ($n = 32$) is ugyanígy alakul a cserjék térbeli eloszlása (17b. ábra). 10×10 méteres kvadrátméretnél kisebb cserjeszámmra ($n = 18$) és nagyobbra is ($n = 32$) a cserjék térbeli eloszlása egyenletes.

Ha a cserjék száma 50 fölött van egy 50×50 méteres kvadrátban, kevesebb cserje esetén, kis lépték alkalmazásakor a térbeli eloszlás egyenletes, amely átalakul aggregálttá 30×30 méteres kvadrátméret esetében. Ha a cserjék száma közelíti a 100-at, a térbeli eloszlás csak a legkisebb és legnagyobb léptéket véve véletlenszerű, a köztes léptékek esetén egyenletes (17c. ábra). 10×10 méteres kvadrátméretnél kisebb cserjeszám esetén ($n=40$), és nagyobb vonatkozásában is ($n=100$), a cserjék térbeli eloszlása egyenletes.

A *Rosa* sp. téreloszlásának hatása *D. rosae* parazitoidjainak denzitására

A megvizsgált 44 kvadrát 297 cserjéről 647 gubacsot gyűjtöttem be, és neveltem ki belőlük gubacslakókat (12. táblázat). Az összes kinevelt egyednek majdnem negyedét (25,52%) a gubacsokozók képezték, míg a gubacsokozó parazitoidjai összesen 45,77%-ot tettek ki. A majdnem 30%-ot kitevő fennmaradt egyedszámot az albérlő faj és ennek parazitoidjai alkották (11. táblázat). Az albérlő és a parazitoidok az összes kinevelt egyedszám csaknem 75%-át képezték. A gubacsokozó parazitoidjainak a 34,47%-át az *O. mediator* egyedei képezték. A hosszúfarkú fémfürkészek közül a *T. bedeguaris* 15,2%-át, míg a *G. stigma* 37,16%-át alkotta a gubacsokozó parazitoidjainak. A *G. stigma* volt a gubacsokozó legabundánsabb parazitoidja. A *P. bedeguaris* volt a legkisebb arányban jelen, mindössze 13,16%-át képezte a *D. rosae* parazitoidjainak.

A kirepülések időpontjait figyelembe véve látható, hogy április folyamán, habár mindegyik közösségalkotó faj egyedei megjelentek, a gubacsokozó és az *O. mediator* repült ki a legnagyobb számban (18. ábra). Májushónapban legabundánsabbak a *G. stigma* és a *P. brandtii* voltak, de a fajok többségének egyedei szintén kirepültek. A gubacsokozó és az *O. mediator* sokkal kisebb mennyiségben jelent meg, mint április folyamán (18. ábra). Júniusban már csak a gubacsokozó egyedei, a hosszúfarkú fémfürkészek (*T. bedeguaris* és *G. stigma*), valamint nagyon kis egyedszámmal a *C. inflexa* jelent meg. Az *O. mediator* megjelent 2004. júniusban, de 2005-ben már nem (18. ábra). Júliusban már csak *G. stigma* egyedek kirepülésére került sor. A *P. bedeguaris*, *E. rosae*, *E. urozonus* elenyésző egyedszámban jelentek meg április kivételével (18. ábra).

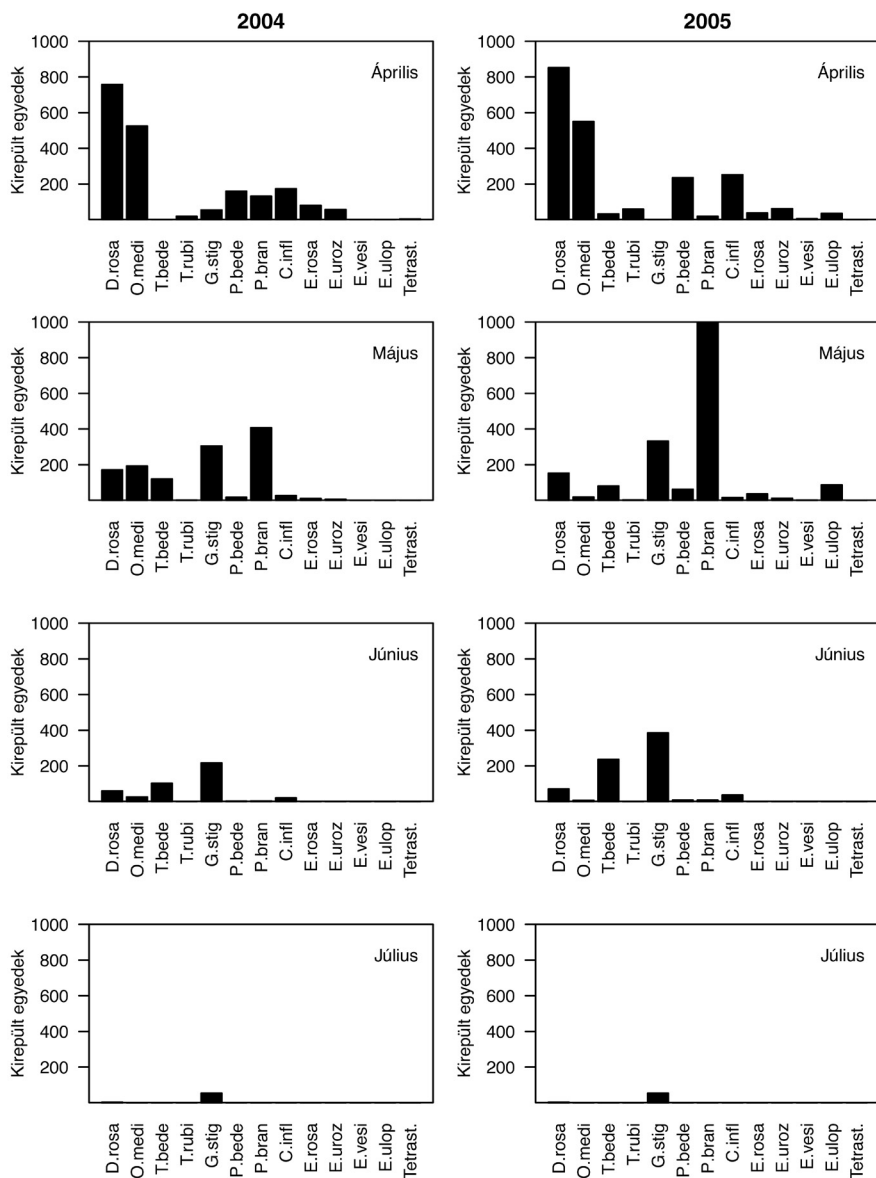
A 19. ábrán jól megfigyelhető, hogy a gubacsokozó parazitoid fajainak kirepülési időpontja, repülési csúcuk és repülésük időtartamai között eltérések vannak. Az *O. mediator* és a *P. bedeguaris* áprilisban repülnek ki, amikor a kirepülési csúcsértéküket is mutatják. Május és június során is repülnek ki egyedeik, de egyre kevesebben. A május és június hónapokban tapasztalt kikelések csak a töredékét képezik az áprilisban tapasztalt mennyiségeknek. A hosszúfarkú fémfürkészeknek néhány egyede megjelent áprilisban is (2004: *G. stigma*; 2005: *T. bedeguaris*), de a nagyobb mennyiségű kikelések későbbre tehetőek (19. ábra). A kirepülési csúcsértéke a *T. bedeguaris*-nak 2004-ben május, illetve 2005-ben június volt, valamint a repülési

12. TÁBLÁZAT. A NYOLC MINTAVÉTELI HELY 44 KVADRÁTJÁN GYŰJTÖTT GUBACSOKBÓL KIREPÜLŐ EGYEDEK MAJD NEM 75%-ÁT PARAZITOIDOK ALKOTTÁK.

Terület	B.újfalu	Tépe	M.hely	Sznf. (út)	Sznf. (leg.)	Bükk	H.völgy	Emőd
Év	2004							
Kvadrátszám	1	3	4	4	3	3	3	
Cserjeszám	18	24	51	15	24	13	18	
Gubacsszám	30	57	100	41	32	21	32	
<i>D. rosae</i>	46	154	299	193	110	68	110	
<i>O. mediator</i>	65	150	322	67	44	10	85	
<i>T. bedeg</i>	17	37	65	14	21	21	46	
<i>T. rubi</i>	0	0	15	0	2	1	4	
<i>G. stigma</i>	21	82	125	129	155	63	47	
<i>P. bedeg</i>	43	28	52	13	20	14	13	
<i>P. brandtii</i>	51	133	197	39	43	16	64	
<i>C. inflexa</i>	40	62	61	16	32	3	10	
<i>E. rosae</i>	11	37	27	9	5	1	2	
<i>E. urozonus</i>	24	8	14	8	6	1	1	
Összesen	318	691	1177	488	438	198	382	
Év	2005							
Kvadrátszám	3	3	3	3	3	3	3	2
Cserjeszám	23	13	14	10	17	16	17	24
Gubacsszám	58	32	41	35	43	28	56	41
<i>D. rosae</i>	183	185	42	218	145	160	66	97
<i>O. mediator</i>	101	15	36	134	90	94	44	79
<i>T. bedeg</i>	62	21	36	61	101	61	20	6
<i>T. rubi</i>	1	0	0	3	35	17	7	0
<i>G. stigma</i>	68	32	117	93	147	107	139	115
<i>P. bedeg</i>	59	33	54	61	32	22	23	43
<i>P. brandtii</i>	194	53	85	142	155	20	41	351
<i>C. inflexa</i>	120	1	11	13	61	4	10	87
<i>E. rosae</i>	12	0	14	5	25	1	2	18
<i>E. urozonus</i>	19	7	21	3	13	7	12	1
Összesen	819	347	416	733	804	493	364	797

időszak májusra és júniusra tehető (19. ábra). A *G. stigma* kirepülésének csúcértékei 2004-ben szintén májusban, 2005-ben szintén júniusban voltak megfigyelhetők (19. ábra). A *G. stigma* repülési periódusa pedig átlagban egy hónappal hosszabb, mint a *T. bedeguaris* esetében. A *D. rosae* egyedei több mint három hónapon keresztül hagyják el a gubacsokat. A májusi és júniusi kirepült egyedszámok jóval kisebbek, mint az áprilisban tapasztaltak. Sőt, 2005-ben júliusban is repültek ki gubacsokozó egyedek.

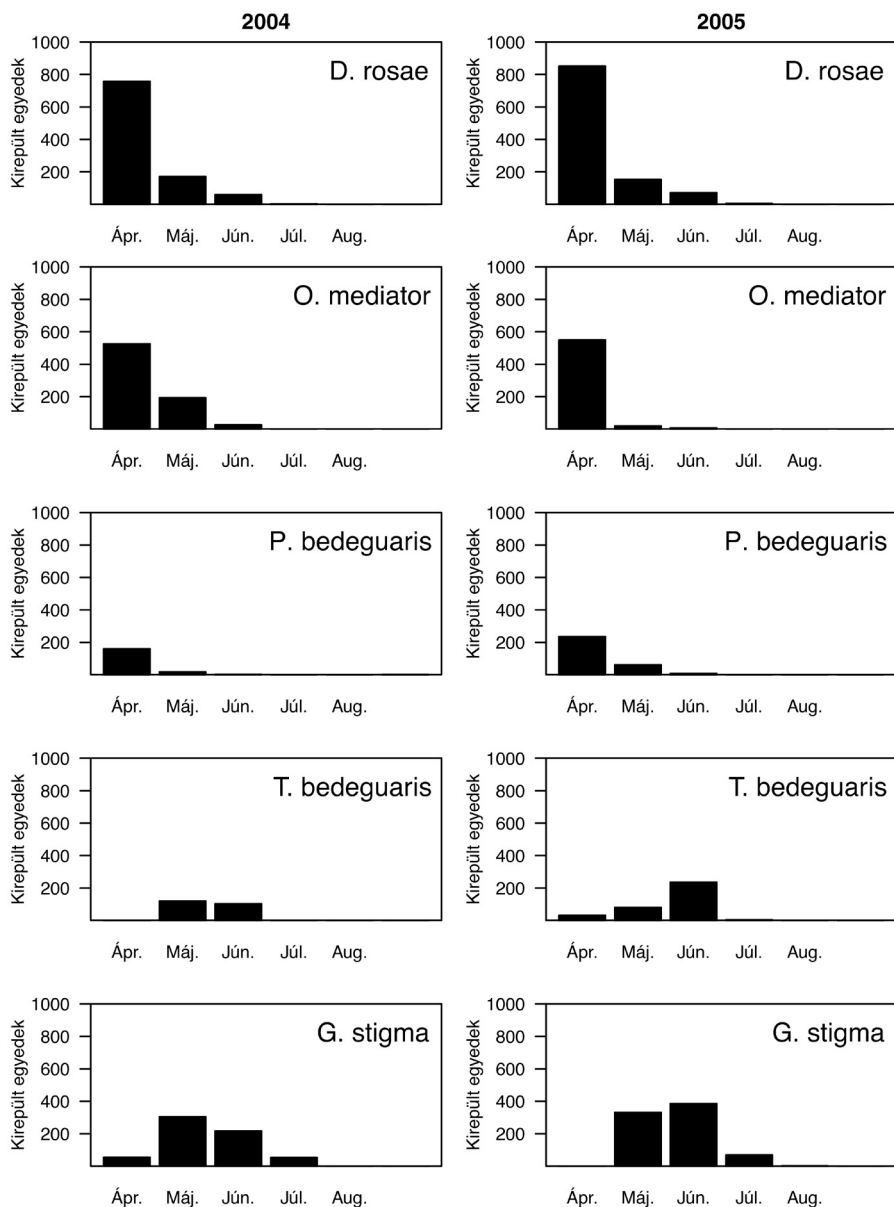
18. ábra.
A két vizsgálati év
(2004–2005) során a *D.
rosae* gubacsokból kinevelt
összes faj fenológiája.



Megfigyelhető, hogy mind az öt faj többé-kevésbé három hónapon keresztül hagyja el a gubacsokat.

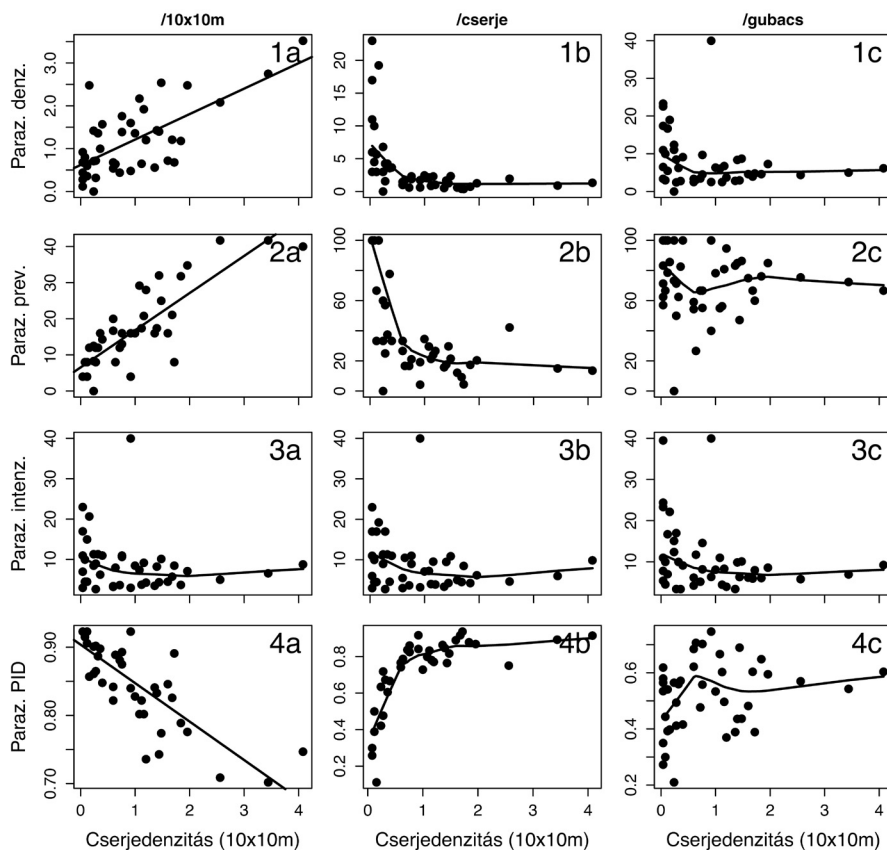
Az 10×10 méteres kvadrátokon belüli cserjedenzitással változott a gubacsokból kinevelt parazitoidok denzitása is (20/ 1a., 1b., 1c. ábra). Három léptékre számoltam ki parazitoiddenzitást: (1) 10×10 méteres kvadrátokra; (2) cserjékre és (3) gubacsokra. A három parazitoiddenzitás a lépték változtatása mellett ellentétes összefüggéseket mutatott a cserjék állandó denzitásával (20. ábra). A kisméretű

19. ábra.
A gubacsokozónak és
a négy leggyakoribb
parazitoidjának a
fenológája a két vizsgálati
év során (2004–2005).



kvadrátokra kiszámolt parazitoiddenzitás szignifikáns erős pozitív korrelációt mutatott a cserjedenzitással (Spearman-rangkorreláció: $p < 0,001$; $\rho = 0,56$; $N = 44$) (20/1a. ábra). Az egy cserjére kiszámolt parazitoiddenzitás viszont szignifikáns erős negatív korrelációt mutatott a cserjedenzitással (Spearman-rangkorreláció: $p < 0,001$; $\rho = -0,73$; $N = 44$) (20/1b. ábra). A gubacsonkénti parazitoiddenzitás is marginálisan szignifikáns negatív korrelációt mutatott a cserjedenzitással (12. táblázat), amely

20. ábra.
A cserjedenzitás
kapcsolata a különböző
léptékekre (10×10
méteres kvadrát;
cserje; gubacs) jellemző
parazitoiddenzitással,
prevalenciával,
átlagos intenzitással és
aggregáltsággal.

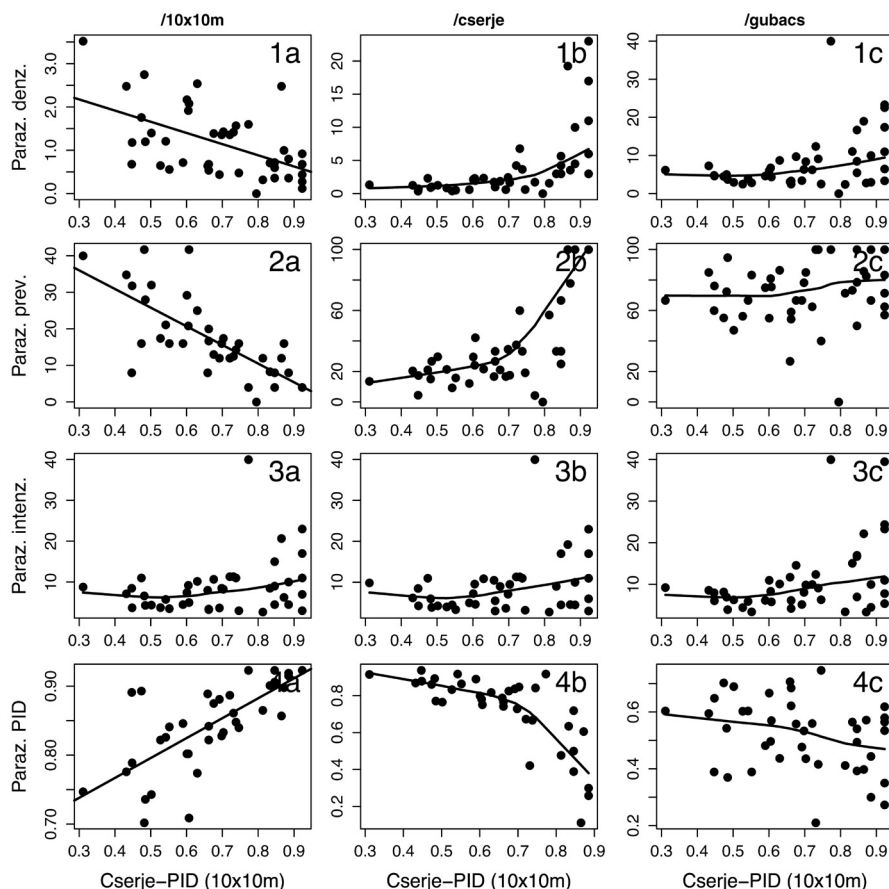


összefüggés szignifikanciája, Bonferroni-korrekció alkalmazása után, a 0,05-ös α szint fölé emelkedett (12. táblázat). Az összefüggés szintén nem volt lineáris (20/1c. ábra).

A parazitoidprevalencia a lépték változtatásával ellentétes összefüggéseket mutatott a cserjék állandó denzitása mellett (20. ábra). A kisméretű kvadrátokra kiszámolt parazitoidprevalencia szignifikáns erős pozitív korrelációt mutatott a cserjedenzitással (Spearman-rangkorreláció: $p < 0,001$; $\rho = 0,83$; $N = 44$) (20/2a. ábra). Az egy cserjére kiszámolt parazitoid prevalencia viszont szignifikáns erős negatív korrelációt mutatott a cserjedenzitással (Spearman-rangkorreláció: $p < 0,001$; $\rho = -0,74$; $N = 44$) (20/2b. ábra). A gubacsonkénti parazitoidprevalencia független volt a cserjedenzitástól (20/2c. ábra).

A parazitoidok átlagos intenzitása teljes mértékben független volt a cserjék denzitásától (20/3a., 3b., 3c. ábra). Mindhárom lépték esetén marginálisan szignifikáns Spearman-rangkorrelációkat kaptam, amely összefüggések szignifikanciája, Bonferroni-korrekció alkalmazása után a 0,05-ös α szint fölé emelkedett.

21. ábra.
A cserjeaggregátság
kapcsolata a különböző
léptékekre (10×10
méteres kvadrát;
cserje; gubacs) jellemző
parazitoiddenzitással,
prevalenciával,
átlagos intenzitással és
aggregátsággal.



A parazitoidok aggregációja nagyon erős összefüggést mutatott a cserjék denzitásával a kiskvadrátok és a cserjék esetén, viszont függetlenség jellemezte a gubacsonkénti parazitoidaggregációt. A kisméretű kvadrátokra kiszámolt parazitoidaggregáció szignifikáns negatív korrelációt mutatott a cserjedenzitással (Spearman-rangkorreláció: $p < 0,001$; $\rho = -0,84$; $N = 44$) (19/4a. ábra). Az egy cserjére kiszámolt parazitoid aggregáció viszont szignifikáns pozitív korrelációt mutatott a cserjedenzitással (Spearman-rangkorreláció: $p < 0,001$; $\rho = 0,82$; $N = 44$) (20/4b. ábra), logaritmikus kapcsolat mellett.

Mivel a PID függ a denzitástól (Eredmények/ c./ 14a. ábra), a cserjék térbeli eloszlása a PID alapján ellentétes kapcsolatot mutat a különböző szinteken kiszámolt parazitoiddenzitással (21. ábra). A cserjék aggregációjának növekedésével szignifikánsan csökken a kisméretű kvadrátokra kiszámolt parazitoiddenzitás (Spearman-rangkorreláció: $p < 0,001$; $\rho = -0,48$; $N = 44$) (21/1a. ábra). Az egy cserjére kiszámolt parazitoiddenzitás szignifikánsan növekszik a rózsacserjék aggregátságának növekedésével (Spearman-rangkorreláció: $p < 0,001$; $\rho = 0,73$;

12. TÁBLÁZAT. A PARAZITOIDOK GUBACSONKÉNTI ELOSZLÁSÁT ÉS DENZITÁSÁT BEFOLYÁSOLJA A CSERJÉK TÉRBELI ELOSZLÁSA, MÍG A GUBACSONKÉNTI ELOSZLÁSA NEM.

10×10 méter				
	Paraz. denz.	Paraz. prev.	Paraz. intenz.	Paraz.-PID
Gubacsdenzitás				
Spearman ρ	-0,22	-0,44	0,20	0,45
p	0,14	0,002	0,18	0,002
Bonf.-teszt p	1,00	0,03	1,00	0,03
Gubacs-PID				
Spearman ρ	0,28	0,39	-0,05	-0,39
p	0,09	0,01	0,74	0,01
Bonf.-teszt p	1,00	0,19	1,00	0,21
Cserjénkénti				
	Paraz. denz.	Paraz. prev.	Paraz. intenz.	Paraz.-PID
Gubacsdenzitás				
Spearman ρ	0,60	0,66	0,22	-0,62
p	<0,001	<0,001	0,15	<0,001
Bonf.-teszt p	<0,001	<0,001	1,00	<0,001
Gubacs-PID				
Spearman ρ	-0,59	-0,66	-0,15	0,82
p	<0,001	<0,001	0,37	<0,001
Bonf.-teszt p	=0,001	<0,001	1,00	<0,001
Gubacsonkénti				
	Paraz. denz.	Paraz. prev.	Paraz. intenz.	Paraz.-PID
Gubacsdenzitás				
Spearman ρ	0,20	0,07	0,23	-0,01
p	0,19	0,63	0,12	0,93
Bonf.-teszt p	1,00	1,00	1,00	1,00
Gubacs-PID				
Spearman ρ	0,00	0,02	-0,11	0,09
p	0,98	0,86	0,48	0,60
Bonf.-teszt p	1,00	1,00	1,00	1,00

N=44) (21/1b. ábra). Az egy gubacson belüli parazitoiddenzitás szintén növekszik a cserjék aggregáltságának növekedésével (Spearman-rangkorreláció: $p=0,01$; $\rho=0,35$; N=44) (21/1c. ábra). Az utóbbi két összefüggés exponenciális növekedést mutat (21/1b., 1c. ábra). Az utolsó lépték esetén szignifikáns Spearman-rangkorrelációt kaptunk, amely összefüggésnek a szignifikanciája, Bonferroni-korrekciónak alkalmazása után a 0,05-ös α szint fölé emelkedett.

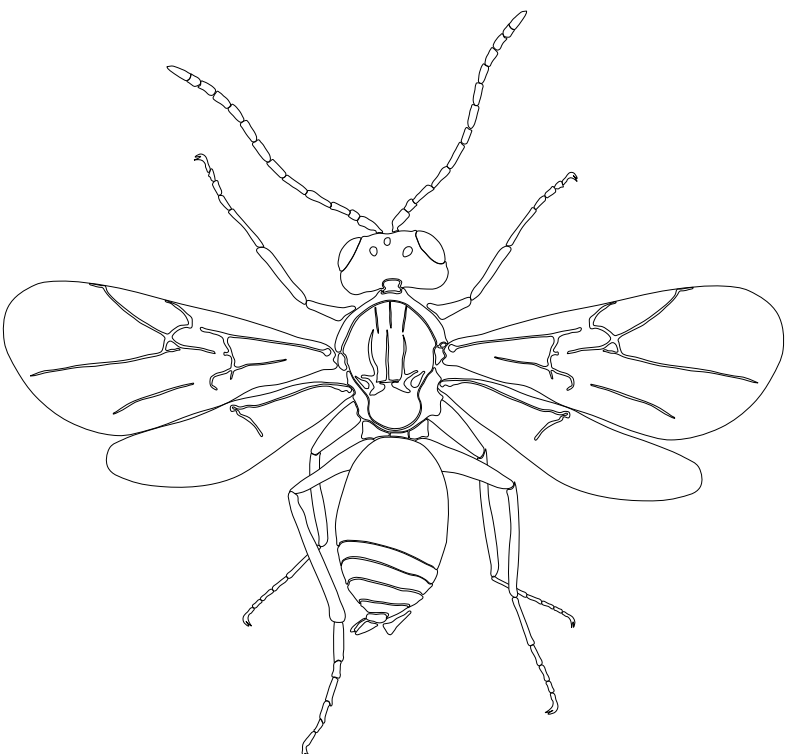
A parazitoidprevalencia is ellentétes összefüggéseket mutatott változó léptéknél a cserjék aggregációjával (21. ábra). A kisméretű kvadrátokra kiszámolt parazitoidprevalencia szignifikáns erős negatív korrelációt mutatott a cserjeaggregációval (Spearman-rangkorreláció: $p < 0,001$; $\rho = -0,79$; $N = 44$) (21/2a. ábra). Az egy cserjére kiszámolt parazitoidprevalencia viszont szignifikáns pozitív korrelációt mutatott a cserjeaggregációval (Spearman-rangkorreláció: $p < 0,001$; $\rho = 0,72$; $N = 44$) (21/2b. ábra), exponenciális összefüggés mellett. A gubacsonkénti parazitoidprevalencia független volt a cserjeaggregációtól (Spearman-rangkorreláció: $p = 0,13$; $\rho = 0,22$; $N = 44$) (21/2c. ábra).

A parazitoidok átlagos intenzitása is teljes mértékben független volt a cserjék aggregációjától (21/3a., 3b., 3c. ábra), akárcsak a denzitás esetében. Mindhárom lépték esetén a marginálisan szignifikáns Spearman-rangkorrelációk szignifikanciája, Bonferroni-korrektúra alkalmazása után, a 0,05-ös α szint fölé emelkedtek.

A kis kvadrátokra kiszámolt parazitoidaggregáció pozitívan korrelált a cserjék aggregációjával (Spearman-rangkorreláció: $p < 0,001$; $\rho = 0,80$; $N = 44$) (21a. ábra) – amilyen mértékben növekszik a cserjék aggregáltsága (csökken a denzitásuk), olyan mértékben növekszik a parazitoidok aggregációja (csökken a denzitásuk) is (az Eredmények/c./14. ábra a részében bemutatott összefüggés alapján). A cserjék aggregálódásával az egy cserjére és egy gubacsra kiszámított parazitoidaggregáció viszont csökken, az előbbi nem lineárisan (Spearman-rangkorreláció: $p < 0,001$; $\rho = -0,76$; $N = 44$) (21b. ábra), míg az utóbbi lineárisan (Spearman-rangkorreláció: $p < 0,05$; $\rho = -0,30$; $N = 44$) (21c. ábra). Bonferroni-korrektúra alkalmazása után az egy gubacson belüli parazitoidaggregáltság nem függ szignifikánsan a cserjék térbeli eloszlásától.

A gubacsok cserjénkénti denzitása csak a kisméretű kvadrátokra kiszámolt parazitoidprevalenciával mutat negatív szignifikáns korrelációt és az aggregáltsággal szignifikánsan pozitívat. A cserjénkénti parazitoiddenzitással, prevalenciával és aggregáltsággal is szignifikánsan összefügg a gubacsok cserjénkénti denzitása. Ugyanakkor a parazitoidok gubacsonkénti denzitása, prevalenciája, átlagos intenzitása és aggregáltsága is független a gubacsok cserjénkénti denzitásától (13. táblázat). A gubacsok cserjénkénti aggregáltsága csak a parazitoidok cserjénkénti denzitásával, prevalenciájával és aggregációjával van összefüggésben (13. táblázat).

Összefoglalva elmondható, hogy a gubacsokozó áprilisban repül ki igen nagy mennyiségben, amivel megegyezik a rövidebb tojócsövű fajok egyedeinek kirepülési ideje is. Az albérló májusban repül ki tömegesen, habár már áprilistól megkezdődik a kirepülés. A hosszú tojócsövű egyedek csak később repülnek ki nagyobb mennyiségben, és kirepülésük elhúzódik júliusig. A parazitoidok gazdanövény-denzitásfüggést mutatnak, amely a léptékkal változik. Ugyanakkor a gubacsok cserjéken belüli denzitása a parazitoidok denzitásával nem függ össze.



Albérőhatás

Az albérő jelenléte a *D. rosae* gubacsokban az összes vizsgált tulajdonságban változást okozott. Így a gubacsok átmérője, a kirepült egyedek száma és a diverzitás is szignifikánsan magasabb volt az albérő gubacsokban, mint az albérő nélküliekben. Ugyanakkor a gubacs mérete és a kirepült egyedek száma közötti összefüggés eltűnt az albérő jelenlétében.

Albérő gubacsokban az átlagos gubacsméret szignifikánsan magasabb volt, mint az albérő nélküliekben (4. táblázat, 2. ábra). A jelentősen megnövekedett gubacsméretet a kamrák falainak sejtburjánzása, a sejtek mennyiségének növekedése okozza. Ezt a jelenséget bebizonyították már egy- és kevéskamrás *Diplolepis* gubacsok esetében (Shorthouse, 1980; Shorthouse, 1998). Blair (1945) megfigyelte, hogy a megnövekedett gubacsaméretet az albérő *D. rosae* esetében a *Periclistus* lárvák kamráinak központi irányba való növekedése okozza. Mindmáig nem közöltek az irodalomban az albérő *D. rosae* gubacsok megnövekedését illetően statisztikai eredményeket. Többkamrás albérő gubacsok esetén a gubacsátmérő megnövekedésének bekövetkezte nem annyira egyértelmű, mint egy- vagy kevéskamrás gubacsok esetében, mivel a többkamrás gubacsokban sok albérő nélküli kamra előfordulhat az albérő jelenléte esetén is. Annak ellenére, hogy egyidejűleg előfordulnak a *D. rosae* gubacsokban albérő és albérő nélküli kamrák is, az albérő gubacsok szignifikánsan nagyobbak, még ha az eltérés a két csoport között nem is annyira egyértelmű, mint a többi tulajdonság esetén (3. táblázat, 4. táblázat, 2. ábra). Ez az eredmény nem mutat eltérést más *Diplolepis* fajok albérő gubacsainak méretnövekedésétől (Shorthouse, 1980; Shorthouse, 1998).

A kirepült egyedek száma is szignifikánsan magasabb volt az albérő gubacsok esetében (4. táblázat, 2. ábra). Az albérők jelenlétükkel megnövelik a gubacs biomasszáját, így több rovarfogyasztó ragadozó, illetve parazitoid számára biztosítanak fontos táplálékforrást (Wiebes-Rijks és Shorthouse, 1992). A *D. rosae* gubacsainak esetében a *P. brandtii* albérő jelenléte maga után vonja olyan parazitoid fajok megjelenését, mint a *C. inflexa* vagy az *E. rosae*. Úgy tűnik, hogy a *C. inflexa* és az *E. rosae* kizárólag a *P. brandtii* parazitoidjai (Blair, 1945; Claridge és Askew, 1960). A szignifikánsan magasabb számú kirepült gubacslakó albérő gubacsok esetén az egy gubacsokozó kamrára eső több albérő kamra jelenlétével magyarázható.

Az albérő gubacsokban megfigyelt diverzitás szignifikánsan megnövekedett az albérőktől mentes gubacsokkal szemben (4. táblázat, 2. ábra). Fajok diverzitása szempontjából még nem figyeltek meg különbséget *Diplolepis* közösségek esetén az albérő és nem albérő gubacsok esetén. Egyértelmű, hogy az albérő és parazitoidjainak megjelenésével a fajok száma megnövekszik egy gubacson belül.

De ez nem vonja maga után egyértelműen az egy gubacsra eső fajok számának a megnövekedését, mivel a bonyolult kompetíciós vagy predációs mechanizmusok egy gubacson belül csökkenthetik a fajok számát. Mindeddig nem közöltek az irodalomban a gubacsok fajdiverzitására adatokat Cynipidae albérlőfajok megjelenése esetében.

Az eredmények alapján egyértelműen kitűnik, hogy az albérlő megjelenésének következtében a többkamrás *D. rosae* gubacsokban a gubacsméret és a kirepült egyedek száma közötti összefüggés eltűnik. Miként a 3. ábrán látható, az albérlő jelenléte esetén teljesen függetlenné válik a kirepült egyedek száma a gubacsok méretétől. Az albérlő nélküli gubacsok esetén megfigyelt erősen szignifikáns pozitív korreláció az albérlősökben nem tapasztalható (5. táblázat). A gubacs mérete és a kirepült egyedek száma közötti pozitív korreláció Stille (1984) és Björkman (2000) munkáiból már ismert. Mindezek ellenére még nem jelent meg arra vonatkozó irodalmi adat, hogy a gubacsméret és a kirepült egyedek száma közötti összefüggés albérlő jelenléte esetén eltűnik.

E megfigyelés mögött bonyolult biológiai háttér lehet. A gubacsokozó parazitoidjai nem változtatják meg a gubacs szerkezetét. Így albérlő nélküli gubacsok esetén a kirepült egyedek száma a kamrák számát tükrözi. Viszont az albérlős kamrák esetében nem ez a helyzet, mivel a *P. brandtii* egyedek megváltoztatják a kamrák számát, és ez a változás mindig pozitív irányba történik. Egyrésről a gubacsok mérete/kamraszám az albérlő számára nem képez limitáló tényezőt (1b., 1c. ábra). Másrésről az albérlők erősen aggregáltak jelennek meg (1a. ábra). Így előfordulnak olyan gubacsok, amelyeknek sok albérlős kamrájuk van, de olyanok is, amelyeknek csak néhány. Az utóbbiak nem mutatnak eltérést az albérlő nélküli gubacsoktól, ami a kirepült egyedek számát illeti. Ilyen módon, ha megvizsgálunk két megegyező átmérőjű albérlős gubacsot, a kirepült egyedek számában nagy eltéréseket figyelhetünk meg.

A vizsgálat albérlők jelenlétének hatásait érintő részében sikerült kimutatni, hogy az albérlő jelenléte többkamrás gubacsokban is jelentős változásokat okoz. A gubacsok mérete megnövekszik, ha nem is olyan mértékben, mint az egy- vagy kevéskamrás gubacsok esetében. A kirepült egyedek száma és a fajdiverzitás is jelentős növekedésen megy keresztül. Albérlő nélküli gubacsok esetében erős szignifikáns kapcsolat van a gubacs mérete és a kirepült egyedek száma között, amely az albérlő jelenlétében eltűnik. Ez a jelenség egyébként egy- vagy kevéskamrás albérlős gubacsok esetében egyértelmű. Ami az albérlő hatását illeti, ebben a többkamrás közösségnek a rendszerében, úgy tűnik, hogy a *D. rosae* többkamrás gubacsai, mint egyenkénti kamrák tömegei, és nem, mint különleges szerveződési egység viselkednek, amelyben a kamrák tömörülése különösebb előnyöket jelentene számukra. Ez azért lehetséges, mivel az albérlő nagyon korán helyezi el petéit, amikor gyakorlatilag még nem

létezik különbség az egy- vagy kevéskamrás és a többkamrás gubacsok között. Az albérlő jelenléte többkamrás gubacsokban szignifikánsan megváltoztatja azokat a gubacsparamétereket (gubacsméret, kirepült egyedek száma), amelyek hozzájárulnak a gubacsokozó sikerességéhez (László és Tóthmérész, 2006a). Ilyen módon hatással lehetnek magának a gubacsokozónak és a gazdanövénynek a kapcsolatára is.

Gubacsmérethatás

A *D. rosae* gubacsméreteinek, illetve kamraszámainak jellegzetes frekvenciaeloszlása volt tapasztalható öt mintavételi helyen és három éven keresztül. A gubacsméret frekvenciáját nem magyarázta sem a gubacsokozó kikelési sikere, sem a parazitáltság, vagy a kikelt egyedek kirepülési sikertelensége. A nagyobb kamraszámú gubacsok ritkábbak, mint a kevesebb kamrával rendelkezők, amely jelenség arra enged következtetni, hogy léteznie kell egy vagy több, a gubacsméret előfordulásának frekvenciáját szabályozó mechanizmusnak.

A petecsomó nagysága ismert szelekciós tényező a halpredátorok elkerülésében (Svensson, 1995) az *Eudiptomus gracilis* planktonikus rákfaj esetén. Az *Asteromyia carbonifera* gubacsszúnyog esetén a növekvő gubacsmérettel (kamraszámúval) a parazitáltság csökken (Weis és mtsai., 1983), míg az *Eurosta solidaginis* (Abrahamson és Weis, 1997) gubacsainak növekedésével csökken a madarak általi ragadozás valószínűsége. A madarak predációjának denzitásfüggését vizsgálták az *Andricus quercuscalicis* tölgygubacsdarázs egykamrás, vastag falú gubacsain is, mely falak szöveteiben albérlő fajok lárvái fejlődnek, de a predáció mértékét nem (Hails és Crawley, 1991; 1992). A *D. rosae* gubacsai esetében ismert, hogy a növekvő gubacsmérettel (kamraszámúval) csökken a parazitáltság (Stille, 1984; László, 2001). A jelen vizsgálat adatai esetén is egy erősen szignifikáns parazitáltságcsökkenés volt tapasztalható a kamraszám növekedésével egy időben (8. táblázat, 13. ábra).

A gubacsok kamraszámainak frekvenciája az *A. carbonifera* gubacsokozó esetén csökkenő tendenciát mutat a növekvő kamraszámokkal párhuzamosan, amely jelenséget más tényezők mellett a kamraszám és az utódok fitneszének kapcsolata okozhatja (Weis és mtsai., 1983). A növekvő kamraszámúval az *Asteromyia* nőstény utódainak fekunditása csökkenést mutat, ilyen módon nem jár haszonnal a maximális petecsomó lerakása (Weis és mtsai., 1983). A *Dryocosmus kuriphilus* gubacsdarázs gesztenyén képzett, kevés kamrával rendelkező gubacsainak frekvenciája magasabb volt, mint a több kamrásoké (Ito és Hiji, 2004). Ugyanakkor az átlagos kikelési százalékok növekvő tendenciát mutatnak a növekvő kamraszámúval, még ha esetenként ez nem is annyira egyértelmű (Ito és Hiji, 2004). A *D. rosae* gubacsainak esetében is a gyakrabban előforduló gubacsok kisebb kamraszámokkal rendelkeztek,

de a kamraszámok előfordulási gyakorisága nem mutatott összefüggést a gubacsokozó kikelési sikerével. A kamraszámok előfordulásainak frekvenciáját értelmezendő hipotézisemben feltételeztem, hogy a frekvencia inkább a kirepülési sikertelenség arányától és a ki nem repült egyedek számától függ, mint a parazitáltságtól, mivel ilyen módon csökkenhet a nagyobb kamraszámú gubacsok előfordulási valószínűsége, még ha a gubacsokozó kikelési sikere magasabb és a parazitáltság alacsonyabb is ezekben a gubacsokban. Kirepülési sikertelenséget tapasztaltak az *A. quercuscalicis* gubacsokozó esetében is, ahol a gubacsoknak elég nagy részéből (10-15%) a gubacsokozók nem tudtak kirepülni kibújás után, de az okok ismeretlenek (Hails és Crawley, 1991; 1992). A kikelt *D. rosae* imágók kirepülési sikertelensége nem mutatott összefüggést a kamraszámok frekvenciájával (8. táblázat). Lehetséges, hogy olyan tényezők is hozzájárulhatnak a *D. rosae* kamraszámainak (gubacsméretének) frekvenciájához, amelyekről nem tudunk és így nem vizsgáltuk ezeket a változókat.

Eredményeim azt mutatják, hogy a *D. rosae* gubacsai kamraszámainak frekvenciáját sem a parazitáltság, sem a kikelt imágók kirepülési sikertelensége, sem a gubacsokozó kikelési sikere nem befolyásolja (László és Tóthmérész, 2008). Az optimális gubacsméret (kamraszám) kialakításához más tényezők járulhatnak hozzá. Ilyen lehetőségek például a madarak általi predáció (Abrahamson és Weis, 1997) vagy az utódok fitnessze (Weis és mtsai., 1983).

A *Rosa* sp. térbeli eloszlásának hatása a *D. rosae* általi fertőzöttségre

A cserjék térbeli mintázata hozzájárul a gubacsokozók gazdanövényen való eloszlásának és a gazdanövény parazitáltságának meghatározásához, ami a *D. rosae* egyedek térbeli mintázatának denzitásától való függésének köszönhető. Minél több cserje van egy adott területen, annál egyenletesebb az eloszlásuk (14. ábra). Nem hagyható figyelmen kívül, hogy csak a PID mutat denzitásfüggést, a LIP teljes mértékben független a növények denzitásától a szimulált adatsorokra, és a terepi adatok sem mutattak ettől eltérést. Ha a PID denzitásfüggő, akkor azok a változók, amelyek a denzitással korrelálnak, korrelálnak a térbeli eloszlással is, de a kapcsolat előjele megváltozik. Ilyen módon a térbeli eloszlástól való függést nem lehet elkülöníteni a denzitásfüggéstől. Tehát a gazdanövények téreloszlásától függő gubacsdenzitás és egyéb parazitáltsági mutatók tulajdonképpen gazdanövénydenzitás-függőek.

A térben növekvő gazdaegyed-denzitással nő a gubacsok denzitása, de az egy cserjére eső gubacsok denzitása csökken. A gubacsok térbeli denzitása lineáris növekedést mutat a cserjék térbeli denzitásának növekedésével (15/1a. ábra), ami gyakorlatilag annyit jelent, hogy ha egy 10×10 méteres kvadrátban például 2 cserjén 1 gubacs van, akkor azonos méretű területen, 4 cserjén körülbelül 2 gubacs lehet.

Ugyanakkor a gubacsok cserjénkénti denzitása a cserjék denzitásának növekedésével exponenciálisan csökken (15/1b. ábra). Ha 2 rózsacserjén van 1 gubacs, akkor hozzávetőlegesen 4 cserjén már csak 0,5 gubacs lesz. Tehát minél több a gazdanövény egy területen, annál kevesebb gubacsot találunk rajtuk. A két különböző léptéken tapasztalható gubacsdenzitás változásának iránya a növekvő gazdaegyed-denzitással nem zárja ki egymást. Ellentétes változásuk azzal magyarázható, hogy a térbeli lépték nem növekszik (a gubacsdenzitás számolásánál az osztó mindig egységnyi marad), de a cserjék száma ezen belül igen (a gubacsok denzitásának számolásánál az osztó a gazdaegyed növekedésével nő).

Érdekes a PID és a LIP szerint növekvő rózsaeegyed-denzitással növekedő, cserjénkénti gubacsaggregáció (15/2b. ábra). Ezek alapján egyértelmű, hogy a gazdaegyed növekvő denzitásával a gubacsok aggregálódnak egyes cserjéken. Viszont a 15/2a. ábrán látható térbeli gubacsaggregáció-csökkenés szintén a PID és a denzitás összefüggésével magyarázható (14. ábra), mivel a sok gubacs is egyenletesebb térbeli eloszlást mutat, mint a kevesebb. A gubacsok térbeli foltosságának az aggregációval párhuzamos változása növekvő cserjedenzitásnál alátámasztja a denzitás és aggregátság összefüggésének nem műtermékjellegét e rendszerben, mivel a LIP teljesen denzitásfüggetlen.

A gubacsok térbeli denzitásának és a cserjék aggregátságának negatív összefüggése (16/1a. ábra) a gazdanövény denzitásfüggő térbeli eloszlásával magyarázható. Tulajdonképpen ugyanazt a jelenséget mutatja, mint a 15/1a. ábra. Ha kevesebb cserje található egységnyi területen, akkor aggregáltabbak a cserjék. Minél aggregáltabbak a cserjék, annál kevesebb az egységnyi területre eső gubacsok száma, mivel kevés cserjén kevesebb gubacs található. Ugyanezzel találkozunk a cserjeaggregátság és a cserjénkénti gubacsdenzitás összefüggése (16/1b. ábra) esetén is, ami a pozitív összefüggést illeti. Viszont jól látható, hogy akkor maximális a cserjénkénti gubacsdenzitás, ha a cserjék aggregációja is az, tehát kevesen vannak.

A cserjeaggregátság és a térbeli gubacsaggregátság összefüggése (16/2a. ábra), valamint a cserjeaggregátság és a cserjénkénti gubacsaggregátság összefüggése (16/ 2a. ábra) esetében is a cserjedenzitásnál megfigyelt relációk ellentétét lehet tapasztalni. A magyarázat kézenfekvő: a térbeli gubacsaggregáció maximuma (keves gubacs) maximális cserjeaggregációnál tapasztalható (keves cserje). Ez megfelel a 15/2a. ábrán látható összefüggésnek. A cserjénkénti gubacsaggregáció maximuma (keves gubacs) minimális cserjeaggregátságnál (sok cserje) jelenik meg. Ez is megfelel a 15/2b. ábrán láthatóviszonynak.

A cserjék méreteinek (magasság, átmérő) nem volt hatása a gubacsok denzitására és térbeli eloszlására. Így azt a feltevésemet, amely szerint a gyengébb fitnessű cserjék azok, amelyek szigeteket képeznek a nagy gazdanövény-denzitás

esetén, és amelyeket a gubacsokozók inkább képesek megfertőzni (itt aggregálódnak a gubacsok), újabb adatok elemzéséig, illetve a cserjék hajtásszámának figyelembevételéig elvetem. Bár ennek a jelenségnek a létezése nem teljesen kizárt (László és Tóthmérész, 2006b). Tehát, a cserjék fitnessze, amelynek értékét méretükre alapoztuk, nem járul hozzá a gubacsokozók sikerének növeléséhez.

A lépték változtatásának hatásai alapján a növekvő cserjedenzitással járó cserjeaggregáció-csökkenés ismételten bebizonyosodott. A 17. ábrán látható, a cserjék számának növekedését kísérő \hat{L} értékek átmenete negatívból pozitív tartományba a 10×10 -es kvadrátméteren belül a cserjeaggregáció csökkenését jelzi.

A cserjedenzitás és aggregáció hatásai számottevőek a cserjék parazitáltságára, nem hagyhatóak figyelmen kívül a növény–herbivor–ragadozó-közösségek elemzéseinél. A rózsacserjék denzitása és aggregációja összefügg, nagy egyedszámnál egyenletes eloszlást mutatnak, amely esetben aggregált és alacsony denzitású gubacsjelenlét jellemző (László és Tóthmérész, 2011). A *D. rosae* gubacsai nagy egyedszámban egyenletes eloszlásúak, és kis egyedszámban, foltokban megjelenő rózsacserjéken abundánsabbak. A gazdanövények fitnesscsökkenésének hatását a parazitáltságra nem sikerült kimutatni. Eredményeim természetvédelmi szempontból a veszélyeztetett, kis egyedszámban és aggregáltan előforduló növényfajok herbivorjainak mintázatait elemző vizsgálatokban lehetnek jelentősek. Ezeken a herbivorok eloszlása egyenletes, és a növényfajok magasabb herbivortámadási veszélynek vannak kitéve, mint nagyobb egyedszámban előforduló kompetitoraik.

A *Rosa* sp. téreloszlásának hatása *D. rosae* parazitoidjainak denzitására

A gubacsokozók nagy része áprilisban repült ki, akárcsak a rövidebb tojócsöví parazitoidok. A *P. brandtii* csak később repült ki tömegesen. A hosszú tojócsöví fajok később repültek ki nagyobb mennyiségben, és kirepülésük elhúzódott a nyár végéig. A parazitoidok léptékkal változó gazdanövény-denzitásfüggést mutatnak, ami egy ismert jelenség. Több, parazitoidok ökológiáját célzó kutatásban is kimutatták a léptékkal változó denzitásfüggést, illetve a különböző léptékeken tapasztalható denzitásfüggetlenség megjelenését is (Hails és Crawley, 1992; Lill, 1998). A gubacsok cserjéken belüli denzitása a parazitoidok denzitását nem befolyásolta.

Annak ellenére, hogy sok közlemény taglalta a *D. rosae* közösségének tulajdonságait (Callan, 1940; 1944; Blair, 1945; Askew, 1960; Schröder, 1967; Nordlander, 1973; Stille, 1984), a közösségalkotó fajok kirepüléseiről nem rendelkezünk sok adattal (Schröder, 1967). A gubacsokozó parazitoidjainak repülési időszakai között eltérések vannak (18. ábra) (László és Tóthmérész, 2011a), ugyanígy megfigyelhető a repülési időszakok váltakozása az *A. quercuscalicis* gubacsai esetében

is (Schönrogge, Stone és Crawley, 1996a). A repülési periódusokat leginkább a tojócsövek méretei magyarázhatják, mivel jól látható, hogy a hosszabb tojócsövű fajok azok, amelyek később repülnek (18. ábra). A tojócsövek hosszának hatása a repülési időszakra a gubacsméret növekedésével függ össze, ugyanis június-júliusra a gubacsok majdnem eléri végleges nagyságukat. A kezdetben jellemzően rövid tojócsővel rendelkező fajok már a gubacskezdeményekben levő lárvákba is képesek elhelyezni petéiket (pl. az *O. mediator*). Ugyanígyen korai megjelenésű a gubacsokozó albelője is, amelyről ismert, hogy a kezdetleges kamrákba is elhelyezi a nőtény a petéit, de a kirepülés csúcserőke csak májusban tapasztalható, mert akkorra kialakulnak teljesen a kamrák, és lárváik a már kialakult kamrák belső falain okoznak újabb kamrákat. Az *A. quercuscalicis* esetében is a gubacsokozó parazitoidjai közül a leghosszabb tojócsővel rendelkező fajok, a *Megastigmus stigmatizans* (Fabricius, 1798) és az *Ormyrus nitidulus* (Fabricius, 1804) jelennek meg legkésőbb (Schönrogge, Stone és Crawley, 1996a). Schröder (1967) adatai alapján a gubacsokozó májusban és júniusban volt a legabundánsabb, a kirepülési csúcserőket júniusban érte el, az *O. mediator* szintén júniusban érte el kirepülési csúcserő, akárcsak a *P. bedeguaris*. Viszont a *T. bedeguaris* kirepülésének csúcserő is júniusban volt, de a kirepülés elhúzódtott szeptemberig, amikor a júniusi egyedszámnak a harmada jött elő a gubacsokból. A *G. stigma* júliusban volt a legabundánsabb, szeptemberben az előző havi (augusztusi) egyedszám tizede repült ki (Schröder, 1967).

A gazdanövény és a gubacsok denzitástól való függését a parazitoidok denzitásának három léptéken vizsgáltam, és a három léptéken eltérő függőségi viszonyirányokat és -mértékeket találtam. A függőségi viszonyok tulajdonságainak léptékdependenciája jól ismert tény (Hails és Crawley, 1992; Williams és Liebhold, 2000). De Hails és Crawley (1992) felhívják a figyelmet arra, hogy a változó léptékekkel járó denzitásfüggés eltérései tulajdoníthatóak statisztikai hibáknak is, mivel a nagyobb léptékekben nehezebb felfedni a denzitásfüggést. Williams és Liebhold (2000) szerint is a növekvő léptékekkel nehezebbé válik a denzitásfüggés felfedése. Hails és Crawley (1992) esetében a legkisebb lépték a hímölgy-virágzat volt, míg a legnagyobb a tölgy maga. Williams és Liebhold (2000) esetében pedig a legkisebb lépték 10×10 km volt, míg a legnagyobb 160×160 km. A jelen vizsgálat esete közelebb áll Hails és Crawley (1992) adataihoz, habár a legnagyobb lépték 10×10 méter volt, amelyen belül több cserje is előfordulhatott. Annak ellenére, hogy a két vizsgálat léptékei messzemenően eltérnek egymástól, ugyanarra a következtetésre jutottak, miszerint növekvő léptékekkel nehezebben mutatható ki a denzitásfüggés.

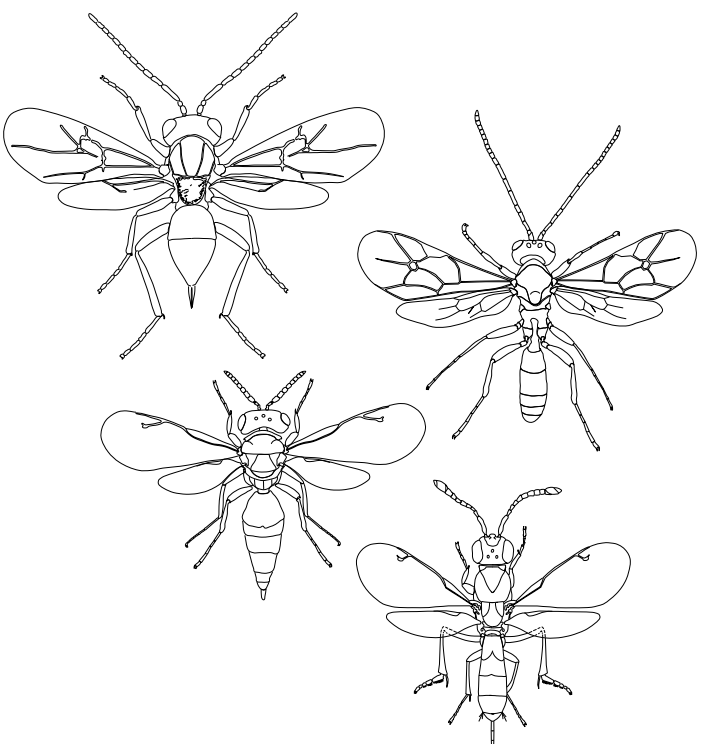
A *D. rosae* esetében a parazitoidok denzitása nagyobb léptékek esetén erősen gazdanövénydenzitás-függő, míg a legkisebb léptékben denzitásfüggetlen. A legnagyobb léptéken pozitív denzitásfüggés, közepes léptéken negatív denzitásfüggés

tapasztható, aminek a magyarázata megegyezik a gubacsok és a cserjék denzitás-összefüggéseivel felvázoltakkal. A kis kvadrátban előforduló gubacsokra eső parazitadenzitás abban az esetben lehet összefüggésben a cserjedenzitással, ha a kevesebb egyedszámban előforduló gubacsok kevesebb kamrából állnak, mint azok, melyek nagyobb számban fordulnak elő (kisebb cserjedenzitásnál). Az előbb felvázolt séma nem valósul meg, mivel a gubacsonkénti léptékben a gubacsok denzitása és a parazitoidok denzitása között nincs szignifikáns összefüggés. A cserjénkénti léptéken negatív összefüggés van a cserjedenzitás és a parazitoid denzitás között. Ez az összefüggés azt sugallja, hogy a nagyobb cserjénkénti gubacsdenzitás esetében a gubacsok kevesebb kamrát tartalmaznak, mert így lehet nagyobb a parazitoidok denzitása. A parazitoidok prevalenciája nagy, közepes és kis léptékben követi a cserjedenzitás és a parazitoiddenzitás esetén tapasztalt összefüggéseket. A változó cserjedenzitással, változik a „fertőzött” kis kvadrátok és cserjék mennyisége, de a biológiailag releváns szinten, a gubacsok léptékén, ismét függetlenséget tapasztalunk. Az átlagos intenzitás mindhárom szinten észlelhető függetlenségének és a parazitoidaggregáltságnak a parazitoiddenzitással való kapcsolatának következtében is a parazitoidok általi gubacsfertőzöttség a gazdanövény denzitásától független. Mivel a gubacsokban előforduló parazitoiddenzitás független a cserjék denzitásától és a cserjék denzitásától függ a cserjék aggregációja, a gubacsok parazitáltsága a cserjék aggregációjától sem függhet.

A parazitáltság sok esetben független a herbivorok denzitásától (Cronin és Strong, 1999; Ray és Hastings, 1996). Az általunk kapott eredmények is alátámasztják a parazitáltság denzitás függetlenségét kisebb léptékben (13. táblázat). A *D. rosae* esetében a csökkenő léptékkel a parazitáltság függése mind a gazdanövények denzitásától, mind a gubacsok denzitásától megszűnt. A kis kvadrátokban tapasztalt és cserjénkénti parazitáltság tér- és gazdanövénydenzitás-függést mutat, valamint a cserjénkénti parazitáltság a gubacsok denzitásától is függ. Ezek alapján a térségi parazitadenzitást a cserjék denzitása, a cserjénkénti parazitáltságot a cserjék és a gubacsok denzitása határozza meg, de a gubacsok parazitáltsága független mind a cserjék, mind a gubacsok denzitásától (László és Tóthmérész, 2011b). Egy másik faj esetén a parazitoidok gazdanövénydenzitás-függése volt a jellemző. *Andricus quercuscalicis* gubacsok esetében a gubacsokban fejlődő parazitoidok sokkal abundánsabbak voltak nagyon kis gazdanövény-denzitás mellett, míg nagy denzitásnál a parazitoidok nagyon kis egyedszámokban jelentkeztek (László, 2002b). Viszont az *A. quercuscalicis* gubacsai egykamrásak, ami parazitáltság szempontjából igencsak fontos különbség, és a vizsgálat kevés minta felhasználásával történt.

Végkövetkeztetések

Az albérlő nagymértékben hozzájárul a közösség meghatározásához. A *D. rosae* gubacsai inkább több kamra együtteseként, mint bonyolult egységként működnek. A több kamrából álló gubacsok ritkaságát nem befolyásolja a parazitáltság, a kirepülési siker és sikertelenség, sőt a parazitáltság és a gubacsokozó kirepülési sikere inkább ennek ellenkezőjét sugallja. A gubacsok denzitását a gazdanövények egyedszámának növekedése csökkenti, aggregáltságuk pedig kis egyedszámnál tapasztalható, tehát nagy cserjeszám esetében kevés cserjén lesz sok gubacs. A gubacsok parazitáltsága kis léptékben független a cserjék és a gubacsok denzitásától. Nagyobb léptéken, ha sok a gubacs és kevés a cserje, egy cserjén sok parazitoid lesz, egy területegységen belül pedig, ha sok a cserje, nő a parazitoidok száma.



Întroducere și ipoteze

Situate pe granița dintre regnul animal și vegetal, galele sunt formații fascinante, care au atras atenția cercetătorilor prin enigmatismul și bogăția lor de forme. Galele au avut un impact economic și încă la începutul secolului douăzeci, deoarece zeama tanantă folosită în tăbăcărie și producția de cerneală a fost obținută din gale. În prezent galele nu au un impact economic direct, dar din punct de vedere științific sunt foarte valoroase pentru că servesc ca modele ale sistemelor plantă gazdă – erbivor – parazitoizi. Cercetarea galelor contribuie la înțelegerea mai profundă a lanțurilor trofice, și aduce informații indispensabile în combaterea integrată a dăunătorilor. Înțelegerea mecanismelor în relația dintre plante și erbivori este extrem de importantă: pentru a putea conserva, proteja și menține ecosistemele naturale periclitate trebuie să cunoaștem mediul înconjurător până la cele mai mici aspecte.

Din timpuri străvechi, cultivatorii de plante au cunoscut nu numai daunele produse de insectele erbivore, ci și folosul acestora. Ei au observat că unele specii consumă doar anumite specii de plante și speciile de insecte diferă prin metodele de hrănire total diferite. Unele se hrănesc numai cu frunze, altele cu frunze și tulpini, iar altele cu formații vegetale speciale și ciudate. Aceste formații sunt astăzi cunoscute ca gale cauzate de insecte galicole. Cunoașterea lor este fascinantă atât pentru cercetătorul modern cât a fost și pentru oamenii din timpurile străvechi, care au deschis galele pentru a se hrăni cu larvele care se dezvoltau dinăuntru. Disciplina care se ocupă de studiul galelor, *cecidologia*, își are rădăcinile în timpurile străvechi. Hippocrate (460 î. Ch.) a fost primul care a descris galele, în relație cu insectele care se dezvoltau în ele. Din lucrările lui știm că timp de 2500 de ani galele au fost folosite pentru a vindeca și a hrăni. Taninurile-galice au fost folosite și ca bactericizi sau fungicizi. Băștinașii nord-americani au folosit galele colectate de pe tufșuri de măceșe pentru vindecarea rănilor, tăindu-le în două și punându-le pe răni (St. John, 1998).

Din punctul de vedere a erbivorului, însușirea cea mai importantă a plantei gazdă este compoziția chimicală, alcătuită din elementele metabolismului primar și secundar. Componentii metabolismului secundar au un rol important în determinarea grupului de plante folosite de o specie de erbivor. Plantele sunt caracterizate de o diversitate copleșitoare a metaboliților secundari (Theis și Lerdaу, 2003). Cei mai mulți metaboliți sunt periculoși inclusiv pentru planta producătoare, astfel sunt acumulate separat în forme inactive. Metaboliții secundari au ca scop nu numai apărarea împotriva erbivorelor, ci și împotriva speciilor de plante competitive și indivizii conspecifici. Producerea metaboliților secundari este foarte costisitoare.

Cantitatea și calitatea lor arată o mare variabilitate din punctul de vedere al locului geografic, a anotimpului, a cantității de apă și ai nutrienților disponibili, a țesutului producător etc.

Spațialitatea și temporalitatea sunt două dimensiuni determinante a comunităților vegetale și în cazul erbivorilor (Crawley, 1997). Temporalitatea se referă la stabilitate, iar spațialitatea se referă la cantitatea biomasei, și la indicatorii referitoare la structura comunității vegetale, ca diversitatea structurală, complexitatea arhitecturală, caracteristicile individuale a plantelor și distribuția lor spațială. Ceea ce privește distribuția spațială a plantelor se disting două grupe: distribuția uniformă și cea grupată (agregată) (Crawley, 1997). Apariția grupată are un rol semnificativ în evitarea prădătorilor în sensul că micșorează posibilitatea ca individualul să devină pradă. Un exemplu remarcabil în acest sens este fenomenul „*masting*”, ce înseamnă că sunt ani în care unele specii de plante dau roade în masă, iar în alți ani nu înrodesc deloc.

Insectele galigene arată o relație foarte specializată (uneori calificată și ca parazitism) cu plantele gazdă. Într-un sens mai larg toate proliferările vegetale care sunt induse de organisme străine (nevegetale) și servesc ca sursă de hrană pentru organismele provocătoare sunt numite gale. Mai mult de 13000 de specii de insecte produc gale, care diferă semnificativ de modalitățile de hrănire și locurile de ascundere a altor insecte erbivore prin faptul că aceste proliferări a țesutului vegetal sunt induse activ (Shorthouse și Rohfritsch, 1992). Galele sunt induse în cele mai multe cazuri de cecidomiide, tentredinide, afide, coleoptere și acarieni. Formarea galelor de fapt este o diferențiere de țesut anormal, a cărui proces diferă în funcție de specia galigenă, planta gazdă, tipul și locul țesutului vegetal, timpul inducerii galei. Structura galelor de pe ramuri, tulpini și rădăcini diferă semnificativ de cele de pe frunze și flori. După ce galele devin mature (larvele insectelor intră în stadiul de pupă) unele rămân pe planta gazdă, însă altele ierneză pe jos, între frunzele uscate. Pereții celulelor din gale sunt traversate de țesuturile vasculare a plantelor, care asigură suplimentul continuu nutrițional. După ce larva intră în stadiul de pupă, gala nu mai crește, pierde din umiditate, devine lemnos, se desparte de țesuturile plantei și cade jos. Când temperatura devine optimă pentru insecta galicolă aceasta eclozează din pupă și iese la suprafața galei. Înainte de ieșirea din gală pregătește o galerie de ieșire, proces care nu este întotdeauna reușit, astfel putem găsi gale mature în care se află insecte înțepenite și moarte (Ambrus, 1974).

Formele galelor sunt deosebit de variate, ele diferă cel mai mult în funcție de speciile inducătoare și plantele gazdă. O gală normală în decursul formării și a maturării poate avea forme și culori diferite, fiind destul de greu identificarea galelor din aceeași specie care sunt în diferite stadii de maturare (Ambrus, 1974). Oricum

această problemă se ivește mai mult în cazul galelor de pe stejar (unde de altfel se găsește cea mai mare diversitate de gale). Dacă în decursul formării galei insecta producătoare moare, gala nu mai crește și forma ei definitivă va fi diferită de galele care se maturează. Uneori insecta galicolă este atacată de un parazitoid, care de obicei omoară larva, și în acest caz rezultatul va fi o gală deformată (în cazul galelor cu o singură celulă). Forma galei devine anormală și în cazul când două gale sunt induse pe aceeași mugure și nu au spațiu suficient pentru creștere. Există și gale anormale care se formează din două-trei gale din mai multe specii. Dezvoltarea și mărimea galelor este influențată de mai mulți factori. Dacă factorii care asigură dezvoltarea normală a plantei sunt asigurate, dezvoltarea galelor este garantată. Se întâmplă, că galele apar într-un număr mult mai mare ca de obicei, dacă planta gazdă se află într-un stadiu fiziologic slab. De altfel prin formarea galelor planta gazdă se poate infecta mai ușor de diferite paraziți și ciuperci.

Pe emisfera nordică în afară de stejari (*Quercus* sp.) cele mai multe gale se găsesc pe măceșe (*Rosa* sp.). Speciile genului *Diplolepis* Geoffroy, 1762 au o distribuție holarctică. În Europa se cunosc 6 specii: *Diplolepis rosae* (Linnaeus, 1758), *D. mayri* (Schlechtendal, 1876), *D. spinosissimae* (Giraud, 1859), *D. nervosa* (Curtis, 1838), *D. eglanteriae* (Hartig, 1840) și *D. fructuum* (Rübsaamen, 1895).

Galele cinipidelor din genul *Diplolepis* pot fi grupate în două: gale alcătuite dintr-o singură celulă sau din două-trei celule, și gale alcătuite din multe celule. Galele compuse din puține celule sunt caracteristice speciilor *D. spinosissimae*, *D. nervosa* și *D. eglanteriae*. Iar speciile care induc de obicei gale cu celule numeroase sunt *D. rosae*, *D. mayri* și *D. fructuum*. De obicei aceste specii sunt polifagi, cu puține excepții. De exemplu galele speciei *D. rosae* se pot afla pe diferite specii de *Rosa*: *R. canina*, *R. dumalis*, *R. rubiginosa*, *R. villosa* și *R. sherardi* – mai frecvent (Stille, 1984), pe *R. spinosissima* și *R. eglanteria* mai rar. *D. rosae* este o specie de distribuție paleartică, dar a fost introdus și în America de Nord (Shorthouse, 2001). Galele speciei *D. rosae* își încep formarea în muguri. Mărimile galelor variază între 5 mm și 10 cm. La începutul formării galelor emergențele de pe suprafață, asemănătoare unor fire de păr, au o culoare verde deschisă, apoi în timpul maturării devin roșii, încheind maturarea în marou închis. Pereții celulelor la început sunt moi, dar între timp se întăresc. Din galele maturate la începutul primăverii eclozează femelele, care depun ouăle în lunile aprilie și mai. Noile gale apar pe sfârșitul lunii mai, și se maturează până la sfârșitul toamnei. Ele petrec iarna în formă de pupă, și ciclul începe primăvara următoare. Contrar speciilor cinipide de pe stejar nu au generații agame și generații sexuale, ci sunt pertenogenetice și au o singură generație pe an. Masculii sunt extrem de rari. Ponderea femelă-mascul este de o mie la unu. Densitatea masculilor pare să varieze în funcție de latitudinea geografică: în nord masculii par a fi mai frecvenți

ca în sud (Callan, 1940). Reproducerea partenogenetică a fost pusă în relație cu prezența bacteriei endosimbionte *Wobachia* (Schilthuizen și Stouthamer, 1998). Larva cinipidului nu este singura care poate fi găsită în gală. Sunt specii de himenoptere a căror larve se dezvoltă consumând larvele cinipizilor. Acestea sunt parazitoizii, care pot fi endo- sau ectoparazitici. De asemenea, sunt specii care consumă țesuturile galelor. Acestea sunt comensale (inquiline), dar din cauza lor larvele cinipidului inducător adeseaori mor. Mai sunt și specii într-un număr destul de mare care folosesc gala deja goală dinauntru ca loc de adăpost. Fiecare specie de cinipid galicol are un număr de parazitoizi, care de obicei sunt calcidoizi (Hymenoptera: Chalcidoidea), ichneumonoizi (Hymenoptera: Ichneumonidae și Braconidae). Speciile comensele de obicei aparțin familiei Cynipidae, acestea fiind de fapt insecte galice care și-au pierdut parțial aptitudinile de inducere a galelor.

Următoarele întrebări și ipoteze au constituit baza cercetărilor făcute asupra comunității alcătuite din *Rosa* sp. – *D. rosae* – parazitoizi:

i. Ce schimbări cauzează apariția comensalului într-un sistem galicol multicelular, față de sistemul galicol unicelular? Ipoteza de cercetare a fost următoarea: schimbările vor fi asemănătoare galelor unicelulare și caracteristicile comunității se vor schimba; mărimea galelor, numărul și diversitatea speciilor va crește în urma apariției comensalului.

ii. Ce rol are mărimea galelor în determinarea succesului reproductiv al insectei galice, din punctul de vedere a creșterii numărului de indivizi incapabili de eclozare? Am presupus că între condiții naturale distribuția mărimilor galelor se formează datorat relației dintre numărul de celule dintr-o gală și numărul indivizilor incapabili de a scăpa din gala maturată.

iii. Care este relația dintre distribuția spațială a plantelor gazdă și distribuția galelor printre plantele gazdă infectate? Am presupus că apariția galelor pe planta gazdă arată o dependență de densitate negativă; unde sunt mai puține plante gazdă, este posibil ca factorii mediului să fie mai slabe, așadar și fitnessul plantelor va fi mai slab și se pot infecta mai ușor. Apariția grupată a plantelor gazdă este caracteristică densității mici de plante, deci și agregarea plantelor este urmată de o prevalență mai mare a cinipizilor.

iv. Ce efect are distribuția spațială a plantelor gazdă pe abundența medie a parazitoizilor pe trei scări diferite: spațială, planta gazdă și gală? Factorul cel mai important în determinarea habitatului parazitoizilor și a gazdelor de parazitoizi este planta gazdă. Arhitectura habitatului schimbă modelul de mișcare a insectelor, și probabilitatea găsirii gazdei. În acest fel distribuția și densitatea plantelor gazdă contribuie la determinarea eterogenității parazitării. De aceea interacțiunea dintre densitatea, abundența plantei gazdă și disperzia ei, joacă un rol important în comportamentul parazitoizilor și în stabilirea nivelului de parazitare.

Materiale și metode

Cercetările au fost efectuate în patru ani și pe cinci puncte de studiu. Galele au fost colectate între anii 2001-2005 cu excepția anului 2003. Puncte de studii: (1) Târgu-Mureș (județul Mureș), unde în anii 2001-2002 galele au fost colectate de pe tufişuri randomizate, în 2004 și 2005 galele au fost culese de pe 4, respectiv 3 cvadrați. (2) Cluj-Napoca (județul Cluj), unde în anii 2001-2002 galele au fost colectate de pe tufişuri randomizate, iar în 2004-2005 colectările au fost efectuate din 3 cvadrați în dealungul drumului spre Fânațe, pe pășunile Fânațelor, lângă pădurea Hoia și Făget. (3) Berettyóújfalu (județul Hajdú-Bihar, Ungaria), unde galele au fost colectate de pe tufişuri dintr-un singur cvadrat în 2004 și din trei cvadrați în 2005. (4) Tépe (județul Hajdú-Bihar, Ungaria), unde galele au fost colectate din 4 cvadrați în 2004 și din 3 cvadrați în 2005. (5) Emőd (județul Borsod-Abaúj-Zemplén, Ungaria), unde în anul 2004 colectările de gale au fost efectuate de pe tufişuri randomizate, și din care insectele au eclozat în condiții naturale, iar în 2005 colectările au fost efectuate din doi cvadrați.

Punctele de studii în fiecare caz au fost situate pe pajiști aride pășunate, unele având marginile învecinate cu păduri. Pentru a putea determina distribuția spațială și densitatea tufişurilor, în 2004 și 2005 au fost desemnate cvadrați randomizate cu o suprafață de 50×50 de metri (circa sfert de hectar). Cu ajutorul unui sistem GPS în fiecare cvadrat au fost înregistrate coordonatele fiecărui tufiş. Pentru estimarea distribuției spațiale fiecare cvadrat de 50×50 metri a fost împărțit în cvadrați mici de 10×10 metri. În 2004-2005 am măsurat înălțimea și diametrul fiecărui tufiş infectat de *D. rosae*.

Galele au fost colectate la sfârșitul lunii martie și la începutul lunii aprilie, înainte de eclozarea în masă. Galele din care insectele au eclozat în condiții naturale au fost colectate în toamna anului 2004 (octombrie, noiembrie). Galele au fost ținute separat în pahare de plastic, învăluite cu un material care permitea ventilația. Specimenele eclozate (specia galicolă, parazitoizii și specia comensală) lunar, între lunile aprilie-noiembrie, au fost identificate, numărate și depozitate în alcool etilic. Diametrul galelor a fost măsurată cu ajutorul unui șubler. Diametrul mediu a fost calculat din cele trei diametrii maxime ale galelor. Din galele care au fost ținute sub condiții de laborator, după doi ani de la ultima eclozare au fost tăiate cu un fierăstrău de traforaj secțiuni transversale cu diametrul între 3-5 mm. Pe fiecare secțiune transversală au fost numărate toate celulele de gală, și astfel am stabilit foarte precis numărul celulelor dintr-o gală. Această metodă a permis stabilirea relației între mărimea galelor și numărul de celule.

Pentru a cerceta efectul comensalului *Periclistus brandtii* (Ratzeburg, 1831) asupra comunității unei gale multicelulare au fost studiate în total 145 de gale, din care 107 au fost lipsite de comensal, iar 38 au fost infectate de specia *P. brandtii*. Diferențele dintre cele două grupe (gale cu comensali, gale fără comensali) în mărimea galelor, în

numărul indivizilor eclozate și în diversitatea speciilor au fost analizate cu analiză de covarianță multivariată (MANCOVA), în care covarianța a fost alcătuită de locurile de colectare, penru a elimina efectul lor. În analiză au fost folosite sume pătratice de tipul III ('type III sum of squares'). Am efectuat transformări logaritmice în cazul variabilelor care nu au avut o distribuție normală, iar pentru studiul relației dintre numărul indivizilor eclozați și mărimea galelor în funcție de prezența sau lipsa comensalului am folosit analiza de regresie lineară.

Analiza distribuției de mărimi a galelor a fost efectuată pe 207 de gale. Datele privind insectele eclozate, insectele incapabile de a părăsi galele și pupele erau de o deviație standard foarte mare, de aceea am folosit modele lineare generalizate (GLM) cu distribuție de eroare Poisson și quasi-Poisson în studiul efectului creșterii numărului de celule de gale asupra succesului de eclozare, asupra parazitării și asupra incapacității de eclozare. În același timp aceste relații/efecte au fost studiate și cu analize neparametrice: corelație a rangurilor a lui Spearman. Am folosit testul Bonferroni pentru eliminarea erorii de genul II provenite din multiplele comparații.

În studiul distribuției spațiale a plantelor gazdă au fost analizate 36 de cvadrați. Au fost înregistrate în total coordonatele a 1005 tufișuri, din care 332 au fost infectate de *D. rosae*. De pe aceste tufișuri au fost colectate 647 de gale. Coordonatele tufișurilor au fost tratate cu ajutorul programului de prelucrare a datelor spațiale GPS Trackmaker 13.0. Statisticile de modele de distribuție spațială au fost efectuate cu programul QP 3.0 (Rózsa et al., 2000). Indexul de grupare al lui Lloyd (1967) a fost calculat cu ajutorul ecuației din publicația respectivă. Dependența de scară a distribuției spațiale a fost analizată cu programele *splanx* și *spatstat* încorporate în *limbajul statistic R* (R Development Core Team, 2005). Am folosit indexul de discrepanță al lui Poulin (IDP) (Poulin, 1993) și indexul de grupare al lui Lloyd (IGL) (Lloyd, 1967) pentru a calcula gradul de agregare a plantei gazdă, a galelor și a parazitoizilor.

Efectul distribuției plantei gazdă asupra densității, prevalenței, intensității medii și agregare a parazitoizilor din gale a fost studiată pe gale colectate în perioada și locațiile mai sus menționate. Din galele colectate de pe tufișuri de măceșe din 44 de cvadrați au fost obținute în total 8465 de insecte galicole, comensali și parazitoizi. În analize au fost considerate parazitoizi numai acele specii care au un efect real asupra insectei galicole – parazitoizii speciei *D. rose* și nu a speciei *P. brandtii*. Aceste specii sunt *Orthopelma mediator*, *Torymus bedeguaris*, *Glyphomerus stigma* și *Pteromalus bedeguaris*. Pe baza datelor din literatură acești parazitoizi sunt cei care contribuie semnificativ la scăderea succesului insectei galicole (Stille, 1984; Nordlander, 1973). A fost calculată abundența, prevalența, intensitatea medie și indexul de discrepanță a parazitoizilor de pe cvadrați cu o suprafață de 10×10 metri, pe planta gazdă și pe gală. Astfel,

în funcție de dependența de scară, a fost posibil să constat relația dintre densitatea parazitoidilor și desitatea, respectiv gradul de agregare a plantei gazdă. În același timp am analizat și relația dintre densitatea și distribuția spațială a parazitoidilor și a galelor pentru a afla dacă pe scara plantei de gazdă, sau pe scara galei se produce un efect mai semnificativ asupra parazitării de către himenopterele parazitoide a insectei galicole.

Rezultate și discuții

Influența comensalului

Din galele studiate au fost obținute zece specii de parazitoidi și o singură specie comensală: *P. brandtii*. Două specii de parazitoidi: *C. inflexa* și *E. rosae*, sunt parazitoidii comensalului, iar celelalte sunt parazitoidii speciei galicole. Dintre parazitoidii speciei galicole în cel mai mare număr au fost obținute speciile *O. mediator*, *T. bedeguaris* și *G. stigma*.

Specia comensală a fost prezent în medie în cinci celule de *D. rosae* pe gală, adică în medie mai puțin de 20% de celule au fost infectate dintr-o gală. În fiecare celulă de *D. rosae* în medie au fost găsite cinci celule ale speciei comensale. Specia comensală arăta o distribuție agregată, în gala în care a apărut de obicei a fost reprezentată într-un număr mare (Fig. 9a). În funcție de creșterea mărimii galei numărul celulelor care au fost infectate de comensal a arătat o scădere semnificantă ($N=24$; $r=-0,59$; $P<0,01$) (Fig. 9b), iar numărul indivizilor comensali a fost independent de mărimea galelor ($N=36$; $r=0,08$; $P=N.S.$) (Fig. 9c). A fost o găsită diferență semnificantă între mărimea galelor (ANOVA unifactorială; $df=1$; $F=12,88$; $P<0,001$), și între numărul indivizilor eclozați (ANOVA unifactorială; $df=1$; $F=8,30$; $P<0,01$) în funcția locurilor de studiu. Diversitatea speciilor nu a arătat diferență semnificantă (ANOVA unifactorială; $df=1$; $F=2,03$; $P=N.S.$) între cele două locuri de studiu. Locurile de studiu și prezența sau absența comensalului a avut un efect semnificativ în cazul fiecărui parametru studiat (MANCOVA; locuri de studiu: Wilks' lambda=0,81; $F=12,91$; $P<0,001$; prezența sau absența comensalului: Wilks' lambda=0,75; $F=17,84$; $P<0,001$). După ce efectul diferențelor dintre locurile de studiu a fost înlăturată cu ajutorul analizei de covarianță multivariată, a rămas numai diferența cauzată de apariția comensalului pe parametrii studiați. Mărimile (diametrul) galelor, numărul indivizilor eclozați și diversitatea Shannon au fost mai mari în cazul tuturor parametrilor când comensalul a fost prezent (Fig. 10). Mărimea galelor și numărul indivizilor eclozați a arătat o corelație strânsă în ambele locuri de studiu în cazul galelor fără comensali (Fig. 11). Cu mărimea crescătoare a galelor a

crescut și numărul indivizilor eclozați, dar în cazul galelor care au fost infectate de comensali corelația a dispărut (Fig. 11). Numărul indivizilor eclozați din gale a fost independent de mărimea galei.

Efectul mărimii galei

Din galele studiate au fost obținute 11 specii de himenoptere. Dintre aceste specii 9 au fost parazitoizi, unul a fost specia comensală, iar ultima a fost însuși specia galicolă. Speciile de parazitoizi cele mai frecvente au fost *O. mediator*, *T. bedeguaris*, *G. stigma* și *C. inflexa*. Nu a fost găsită o diferență semnificativă între numărul de indivizi eclozați între galele ținute sub condiții de laborator și galele din care insectele au eclozat sub condiții naturale (Mann-Whitney U-test: $U=5122$; $p=0,64$; $n=207$). De aceea a fost asumată că eclozarea sub condiții de laborator nu contribuie la descreșterea succesului de eclozare a indivizilor din pupe și la ieșirea din gală. Dacă analizăm galele din punct de vedere a numărului de celule găsim, că cea mai frecventă mărime de gală a fost compusă din 10 celule ($n=9$) (Fig. 12). Dacă analizăm din punct de vedere a grupurilor din 10 în 10 celule, până la 40 de celule pe gală, aflăm că cele mai multe gale fac parte din grupul cu 20 de celule ($n=46$, 21,10%), iar cele mai puține din grupul cu 40 de celule ($n=29$, 13,3%). Însă galele compuse de un număr de celule între 1-40 au fost într-un număr mai mare ($n=141$, 63,76%) decât galele compuse din celule într-un număr mai mare decât 40 ($n=80$, 36,23%). Frecvența numărului celulelor din gală a arătat stabilitate între anii și locurile de studiu (Fig. 12b).

Succesul de eclozare și părăsire a galei de către specia galicolă, față de mărimea medie a galelor, a fost de 12,18%, iar 8,18% a indivizilor speciei galicole au fost incapabile de a părăsi galele după eclozare. Raportul parazitoizilor a fost de 58,88%, din care 48,58% au părăsit galele, iar 10,36% au fost incapabile de a părăsi galele. 5,53% a celulelor conținea larve și pupe moarte. Cu creșterea mărimii galelor numărul indivizilor de *D. rosae* care au părăsit galele (corelație a rangurilor a lui Spearman: $\rho=0,42$; $p<0,001$; $n=112$), numărul total de indivizi care au fost incapabile de a părăsi galele (corelație a rangurilor a lui Spearman: $\rho=0,67$; $p<0,001$; $n=207$), și numărul total a parazitoizilor (corelație a rangurilor a lui Spearman: $\rho=0,47$; $p<0,001$; $n=112$) a crescut semnificativ. Cu creșterea mărimii galelor raportul dintre numărul indivizilor de *D. rosae* care au părăsit galele și mărimea galelor (corelație a rangurilor a lui Spearman: $\rho=0,32$; $p=0,001$; $n=112$) a crescut semnificativ, iar raportul dintre numărul total de indivizi care au fost incapabile de a părăsi galele și mărimea galelor (corelație a rangurilor a lui Spearman: $\rho=0,05$; $p>0,05$; $n=207$) nu s-a schimbat. Cu creșterea mărimii galelor raportul dintre numărul total a parazitoizilor și mărimea

galelor (corelație a rangurilor a lui Spearman: $\rho=-0,29$; $p<0,01$; $n=112$) a arătat a scădere semnificativă. După corecția Bonferroni toate corelațiile semnificative au rămas sub nivelul $p=0,05$ (Fig. 13).

Cu frecvența de mărimi a galelor numărul indivizilor de *D. rosae* care au părăsit galele (corelație a rangurilor a lui Spearman: $\rho=-0,16$; $p=0,08$; $n=112$, după corecția Bonferroni $p=0,24$) și numărul total a paraziților din gale (corelație a rangurilor a lui Spearman: $\rho=-0,14$; $p=0,13$; $n=112$, după corecția Bonferroni $p=0,39$) nu a corelat. Dar numărul total de indivizi care au fost incapabile de a părăsi galele (corelație a rangurilor a lui Spearman: $\rho=-0,26$; $p=0,004$; $n=112$, după corecția Bonferroni $p=0,01$) au corelat negativ cu frecvența de mărimi a galelor. Nici una din cele trei raporturi nu a arătat corelații semnificative cu frecvența de mărimi a galelor. Utilizarea modelelor lineare generalizate cu distribuție de eroare Poisson și quasi-Poisson, nu au adus schimbări față de rezultatele obținute cu analiza corelațiilor a rangurilor a lui Spearman, cu excepția raportului dintre numărul total de indivizi care au fost incapabile de a părăsi galele și mărimea galelor cu frecvența de mărimi a galelor, unde au fost obținute diferențe nesemnificative (distribuție de eroare Poisson; parametru de dispersie=1,09; $Z=1,06$; $p=0,28$).

Efectul distribuției spațiale a plantei gazdă asupra galelor de Diplolepis

Din cele 44 de cvadrați au fost studiate 36, deoarece în opt cazuri numărul tufişurilor a fost prea mică pentru analizele statistice. În cele 36 de cvadrați au fost în total 994 de tufişuri, din care pe 332 (32,5%) au fost gale de *D. rosae*. IDP (Mann-Whitney U-test; $U=182,5$; $p<0,001$) și IGL (Mann-Whitney U-test; $U=569,5$; $p<0,001$) calculat pe datele de teren au fost semnificativ mai mari decât cele calculate pe densități de puncte cu distribuție Poisson simulate. Medianul IDP a fost 0,66 și IGL a fost 1,57 pentru datele de teren ($n=36$), iar pentru datele simulate ($n=100$) medianul IDP a fost 0,25 și IGL a fost 1,01. Numărul tufişurilor în cvadrați a fost variabilă (minim.=3; med.=23; maxim.=103). Distribuția spațială a tufişurilor în cazul IGL era independentă (corelație a rangurilor a lui Spearman: $p=0,70$; $\rho=-0,06$; $N=36$), iar în cazul IDP era dependentă (corelație a rangurilor a lui Spearman: $p<0,001$; $\rho=-0,84$; $N=36$) de numărul lor.

Numărul galelor (densitate) în cvadrații mici de 10×10 metri a corelat pozitiv, iar numărul galelor de pe tufişuri a corelat negativ cu densitatea tufişurilor. Prima corelație a fost lineară, a doua a fost cvadratică (Fig. 15). Distribuția spațială a galelor era dependentă (IGL și IDP) de densitatea tufişurilor, și a arătat corelații negative semnificative. Distribuția galelor printre tufişuri (IGL și IDP) a arătat o corelație pozitivă semnificativă cu densitatea tufişurilor. Distribuția galelor în cvadrații

mici și pe tufişuri era influențată de distribuția spațială a tufişurilor numai în cazul IDP. Cu creșterea agregării tufişurilor agregarea galelor în spațiu (cvadrați 10×10) scade linear, iar agregarea galelor pe tufiş crește exponențial. Mărimile (înălțime \times diametru) tufişurilor parazitare au arătat o corelație negativă cu densitatea crescătoare a tufişurilor (corelație a rangurilor a lui Spearman: $p < 0,01$; $\rho = -0,45$; $N = 36$). Agregarea și densitatea galelor pe tufişuri au fost independente de mărimile tufişurilor. Distribuția spațială a tufişurilor (în cvadrați de 50×50 metri) pe baza valorii \hat{L} , la densități mici a arătat o mare dependență de scară, iar la densități mai mari o dependență mai mică (Fig. 17).

Efectul distribuției spațiale a plantei gazdă asupra parazitoizilor

În cvadratii mici de 10×10 metri densitatea parazitoizilor s-a schimbat cu creșterea densităților de tufişuri (Fig. 20/1a, b, c). Densitatea parazitoizilor a fost calculată pe trei scări: (1) cvadrați mici de 10×10 metri; (2) tufişuri; și (3) gale. Cele trei densități de parazitoizi pe lângă schimbarea scării au arătat relații opuse/contrare cu densitatea constantă a tufişurilor (Fig. 20). Densitatea parazitoizilor calculată pe cvadrați mici a arătat o corelație significant pozitivă cu densitatea tufişurilor (corelație a rangurilor a lui Spearman: $p < 0,001$; $\rho = 0,56$; $N = 44$) (Fig. 20/1a). Densitatea parazitoizilor calculată pe tufiş a arătat o corelație significant negativă cu densitatea tufişurilor (corelație a rangurilor a lui Spearman: $p < 0,001$; $\rho = -0,73$; $N = 44$) (Fig. 20/1b). Densitatea parazitoizilor calculată pe gală a arătat o corelație marginal significantă, a cărei significantă după corecția Bonferroni a scăzut, valoarea p a crescut peste limita de 0,05 (Fig. 20/1c).

Prevalențele de parazitoizi pe lângă schimbarea scării au arătat relații opuse/contrare cu densitatea constantă a tufişurilor (Fig. 20). Prevalența parazitoizilor calculată pe cvadrați mici a arătat o corelație significant pozitivă cu densitatea tufişurilor (corelație a rangurilor a lui Spearman: $p < 0,001$; $\rho = 0,83$; $N = 44$) (Fig. 20/2a). Prevalența parazitoizilor calculată pe tufiş a arătat o corelație significant negativă cu densitatea tufişurilor (corelație a rangurilor a lui Spearman: $p < 0,001$; $\rho = -0,74$; $N = 44$) (Fig. 20/2b). Prevalența parazitoizilor calculată pe gală a fost independentă de densitatea tufişurilor (Fig. 20/2c).

Intensitatea parazitoizilor pe lângă schimbarea scării a rămas independentă de densitatea tufişurilor (Fig. 20/3a, b, 3c). În cazurile celor trei scări a existat o corelație marginal significantă, a căror significantă după corecția Bonferroni a scăzut, valoarea p a crescut peste limita de 0,05. Agregarea parazitoizilor (IDP) pe lângă schimbarea scării s-a dovedit a fi în relații de opoziție cu densitatea constantă a tufişurilor. Agregarea parazitoizilor calculată pe cvadrați mici a arătat o corelație

signifiant negativă cu densitatea tufişurilor (corelaţie a rangurilor a lui Spearman: $p < 0,001$; $\rho = -0,84$; $N = 44$). Agregarea parazitoizilor calculată pe tufiş a arătat o corelaţie signifiant pozitivă cu densitatea tufişurilor (corelaţie a rangurilor a lui Spearman: $p < 0,001$; $\rho = 0,82$; $N = 44$) (Fig. 20/4b). Agregarea parazitoizilor calculată pe gală a fost independentă de densitatea tufişurilor (Fig. 20/4c).

Studiul efectului speciei comensale a demonstrat importanţa prezenţei comensalului în comunitatea galei induse de *D. rosae*. În prezenţa comensalului au fost produse schimbări semnificative privind toţi parametrii studiaţi. Mărimea galelelor arată o creştere signifiantă, cu toate că, diferenţa nu a fost atât de mare ca în cazul celorlalte parametrii. Numărul indivizilor eclozaţi care au părăsit galele şi diversitatea speciilor au arătat o creştere semnificativă. Iar corelaţia puternică dintre numărul indivizilor care au părăsit galele şi mărimile galelelor a dispărut în cazul galelelor care erau infectaţi de comensal. Aceste alterări deja au fost demonstrate în cazurile galelelor *Diplolepis* unicelulare din America de Nord (Shorthouse, 1998). Se pare că în cazul unei gale multicelulare nu sunt diferenţe faţă de galele unicelulare în ceea ce priveşte efectele produse de prezenţa comensalului. Aşadar galele *D. rosae*, din punctul de vedere a comensalului, par a fi mai degrabă grupări a mai multor celule, decât sisteme speciale care se comportă ca unităţi. Acest fenomen probabil este cauzat de faptul că, comensalul depune ouăle foarte devreme, când nu se pot distinge mari diferenţe între galele unicelulare şi multicelulare. Deci prezenţa comensalului în galele speciei *D. rosae* cauzează modificări semnificative în cazul unor parametrii a galelelor care pot contribui la creşterea succesului speciilor galicole (László şi Tóthmérész, 2006a). Astfel pot influenţa şi legătura dintre specia galicolă şi planta gazdă.

Mărimea grupei de ouă depusă de femela speciei planctonice *Eudiptomus gracilis* este un factor de selecţie în evitarea peştilor predatori (Svensson, 1995). În cazul cecidomiidului *Asteromyia carbonifera* cu creşterea galei în urma depunerii a mai multor ouă de către femelă cauzează scăderea parazitismului (Weis et al., 1983), iar în cazul speciei *Eurosta solidaginis* (Abrahamson şi Weis, 1997) proporţional cu creşterea galelelor scade probabilitatea predaţiei păsărilor asupra galelelor. Dependenţa de densitate a predaţiei păsărilor asupra galelelor uniloculare cu pereţi de diametru mare induse de specia *Andricus quercuscalicis*, în care se găsesc specii comensale a fost studiată, dar raportul predaţiei a rămas nestudiată (Hails şi Crawley, 1991; 1992). În cazul galelelor induse de *D. rosae* ştim că creşterea mărimii galelelor este urmat de scăderea parazitismului (Stille, 1984; László, 2001). Şi în cazul prezentei studii a fost observată această relaţie.

Rezultatele arată că frecvenţa mărimii galelelor în cazul speciei *D. rosae* nu depinde de rata parazitismului, sau de succesul ori incapacitatea de ieşire a insectelor

eclozate din gale (László și Tóthmérész, 2008). Mărima optimă a galelor, așadar se pare că este efectuată de alți factori, ca predația păsărilor (Abrahamson și Weis, 1997) sau fitnessul generației succesoare a insectei galicole (Weis et al., 1983).

Efectul densității și a agregării tufişurilor asupra parazitismului de către *D. rosae* este semnificativă, și nu poate fi înlăturată din punctul de vedere a analizelor comunității alcătuite din planta gazdă și insecta galicolă. Este o relație între densitatea și agregarea tufişurilor, la densități mai mari tufişurile apar cu o distribuție uniformă, iar la densități mai mici au o distribuție mai agregată. La distribuția uniformă a tufişurilor galele apar într-o distribuție agregată, iar în cazul unei distribuții spațiale agregate de tufişuri, galele sunt distribuite uniform. Scăderea fitnessului plantei gazdă nu a avut efect asupra parazitării tufişurilor de către specia galicolă. Aceste rezultate pot fi utilizate în cazul studiilor efectuate asupra structurii distribuției erbivorilor pe plante gazdă care apar mai des în densități mici și distribuite agregat. În aceste cazuri structura distribuției erbivorilor este uniformă, așadar plantele pot fi sub o presiune mai mare de erbivori, decât competitorii lor, care apar în densități mai mari.

Atacul parazitoizilor asupra erbivorilor în foarte multe cazuri este independentă de densitatea erbivorilor (Cronin și Strong, 1999; Ray și Hastings, 1996). Rezultatele obținute subliniază această independență de densitate, dar numai la scară mică. În cazul insectei galicole *D. rosae* dependența de densitate a parazitoizilor de planta gazdă și gale, lângă o scară descrescătoare dispare. Parazitismul în cvadrații mici și pe tufişuri arată dependență de densitatea spațială și dependență de densitate a tufişurilor, iar parazitismul pe tufişuri arată dependență de densitatea galelor. Așadar densitatea spațială a parazitoizilor este afectată de densitatea tufişurilor, densitatea pe tufişuri a parazitoizilor este afectată de densitatea tufişurilor și a galelor, dar densitatea parazitoizilor în gale este independentă de densitatea tufişurilor și galelor. În cazul unei specii galicole pe stejar a fost semnalată o dependență a parazitoizilor de densitatea plantei gazdă. În galele speciei *Andricus quercuscalicis* parazitoizii au fost mult mai abundante pe lângă o densitate mică a stejarilor, dar pe lângă densități mari de stejari parazitismul asupra galelor a scăzut (László, 2002b). Galele speciei *A. quercuscalicis* sunt însă unicelulare, care este o diferență semnificativă față de galele multicelulare.

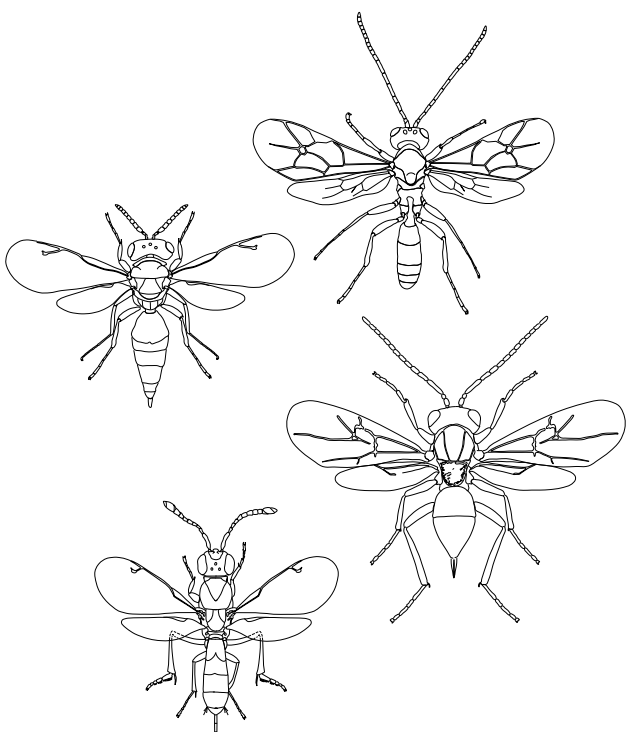
Concluzii

Specia comensală contribuie semnificativ în determinarea comunității galei *D. rosae*. Galele acestei specii din punctul de vedere a comensalului sunt mai degrabă grupări de celule decât un sistem complex de celule (László și Tóthmérész, 2006a). Raritatea galelor alcătuite dintr-un număr mare de celule nu este afectată

de parazitoizi, sau de succesul și incapacitatea speciei galicole de a părăsi gala după eclozare. De fapt, parazitismul și succesul de părăsire a galei sugerează drept contrariul (László și Tóthmérész, 2008). Densitatea galelor este micșorată de creșterea densității plantei gazdă și agregarea lor este caracteristică pe lângă un număr mic de gale, așadar lângă un număr mare de tufișuri vom avea puține plante care vor fi parazitare de un număr mare de insecte galicole (László și Tóthmérész, 2011). Parazitismul galelor de către parazitoizi pe lângă a scară mică este independentă de densitatea tufișurilor și a galelor, dar mărinđ scara, pe un tufiș vom avea mulți parazitoizi, dacă sunt multe gale pe puține tufișuri, ori dacă pe o unitate de arie sunt multe tufișuri (László și Tóthmérész, 2011b).

Mulțumiri

Datorez mulțumiri îndeosebi soției și părinților, precum și fraților cine m-au ajutat dealungul anilor de studii. Totodată, mulțumesc sprijinul profesional acordat de coordonatorul meu științific Tóthmérész Béla. Studiile mele au fost sprijinite și de prieteni, colegi, ca Mátis Attila, Markó Bálint, Melika George, Mikó István, Kereki László, Varga Tamás, Lukács Balázs András și Takács Péter, cărora le datorez mulțumiri. Studiile au fost sprijinite financiar de Fundația Universitas și KPI, Ungaria.



Introduction and aims

Galls are often used as models of plant – herbivore – parasitoid trofic systems. Their study provides a better understanding of the mechanisms working among different levels of trofic chains, in this way presenting indispensable information for integrated pest management. Understanding plant – herbivore interactions is extremely important, because better knowledge of the mechanisms acting in the whole of our environment helps in the conservation and maintaining of natural and endangered ecosystems.

Galls are incredibly diverse structures induced by mainly insect species on plants which serve the nutrition and protection of gallers. More than 13 000 insect species cause galls, which could be distinguished by other shelters produced by insect species (leaf mines, rolled leafs) in involving the induction of active plant tissue differentiation and cell proliferation (Shorthouse and Rohfritch, 1992). Galls usually serve as habitats for species rich communities. Components of gall communities besides the host plant and the galler are parasitoids, inquiline, predators as birds and arthropod species utilizing abandoned galls.

During my work I studied the following aspects of the *Rosa* sp. – *D. rosae* – parasitoid community:

a.) Which changes are implied by the presence of the inquiline species in a multi-chambered gall community, which represents an ecologically different level as the single chambered galls? I set the following hypothesis: the presence of the inquiline causes similar changes to single chambered galls. The appearance of the inquiline causes several changes in the characteristics of the community; the growing of gall diameter; of number of emerged specimens and of the diversity of species.

b.) What role is played by the gall size in the determining of reproductive success of the gall inducer, in the means of the increase of emerging failure with growing gall size? I assumed that frequency distribution of gall sizes among natural conditions is set by the fact that gall size growth has negative effects on the escaping success of hatched individuals.

c.) What kind of interaction exists between the spatial pattern of the distribution of host plants and pattern of distribution of galls among host plants? I hypothesized that the presence of the gall inducer shows negative density dependence; because where fewer host plants occur it could be assumed that the environment is disadvantageous and plants show lower fitness levels, consequently are easier to infect. Occurrence of aggregated bush distribution pattern characterizes lower bush densities, thus it involves higher galler prevalence.

d.) What effects has the spatial distribution pattern of the host plant on the spatial, within bush and within gall density of the parasitoids of the gall inducer? One of the most important components of the determination of the habitats of parasitoids and their hosts is the host plant. The architecture of the host plant causes the scheme of insect movement and the probability of finding the host. In this way the pattern of the host plant distribution contributes to the heterogeneity of parasitism. Therefore the relationship between the density, abundance and dispersion of host plant could play a key role in the shaping of behavior of parasitoids and the parasitism.

Methods

The studies were carried out through four years and on five sampling sites. Galls were collected with the exception of 2003 from 2001 to 2005 in each year. Galls were collected in: (1) Marosvásárhely (Maros county, Romania), where in 2001 and 2002 were made random collections, while other collections were made on four (2004), and three (2005) quadrates; (2) Kolozsvár (Kolozs county, Romania), where in 2001 and 2002 were made random collections, and on the road margins leading to the Szénafüvek, on the pastures of Szénafüvek, Hajtásvölgy and Bükk forest galls were collected from 3–3 quadrates in 2004 and 2005.; (3) Berettyóújfalu (Hajdú-Bihar county, Hungary), where in 2004 from only one, in 2005 from 3 quadrates were made collections; (4) Tépe (Hajdú-Bihar county, Hungary), where in 2004 four and in 2005 three quadrates were sampled; (5) Emőd (Borsod-Abaúj-Zemplén county, Hungary), where in 2004 were made random samplings, and in 2005 galls were collected from two quadrates.

The sampling fields were dry pastures and woody margins of dry pastures. In 2004–2005 for the determination of spatial distribution pattern and density of host plants were sampled quadrates. Quadrates were chosen randomly. Each quadrate was 50×50 meter in surface. In each quadrate coordinates of every rose bush was recorded with a GPS receiver. For the estimation of the spatial pattern of the host plant each 50×50 meter quadrate was divided into 10×10 meter quadrates. Height and diameter of every galled bush was also registered. From these two data I estimated the fitness component of a bush.

Galls were collected at the end of March, beginning of April, before the beginning of mass emergence. Those galls from which adults emerged under field conditions were collected in the autumn of 2004 (October, November). Each gall was reared separately. Emerged gallers, inquiline and parasitoids were sorted out from April to November monthly. Diameter of galls was measured with a digital caliper. The mean gall diameter was calculated from the three greatest perpendicular

diameters of a gall. From galls kept under laboratory conditions after two years from the date of the last emergence with a deep-frame flat saw were made 5 mm width dissections. Then on each cross-section were counted the gall chambers, in this way it was possible to determine the exact number of chambers belonging to a gall diameter.

In the case of the study of the inquiline effects 145 galls were analyzed, from which 107 were inquiline free and 38 were inquiled. Differences in the gall diameter, number of emerged specimens and species diversity between inquiline-free and inquiled galls were revealed with MANCOVA, where the sampling sites were used as covariates. Type III sums of squares were used. Log transformation was used in the case of data sets which showed no normal distribution. Linear regression analysis was used to analyze the interaction between gall size and number of emerged specimens in the presence and absence of the inquiline species.

In the study of the frequency distribution of gall sizes analyses were carried out on 207 galls. The data sets of emerged adults, dead larvae, pupae and adults were highly dispersed. Therefore were used general linear models with Poisson or quasi-Poisson error distributions in the study of the effect of growing gall size on the emerging success and failure of gall inhabitants, and parasitism of gall inducers. In the same time relationship between the already mentioned variables was analyzed with Spearman-rank correlation too. Adjusting of p values was made using Bonferroni correction.

Influence of host plant spatial distribution pattern on the parasitism by the gall inducer *D. rosae* was analyzed in 36 quadrates. There were registered coordinates of 1005 bushes, from which 332 were infected by the galler. From the parasitized bushes were collected 647 galls. The coordinates of bushes were handled with the GPS Trachmaker 13.0 software. Statistics describing spatial pattern were made with the QP 3.0 software (Rózsa et al., 2000). The index of patchiness was calculated with the formula given by Lloyd (1967). The scale dependence of the special distribution was analyzed with the splanx and spatstat packages of the R Language and Environment (R Development Core Team, 2005). For determining the aggregation of the host plant, galls and parasitoids was used the index of discrepancy (Poulin, 1993) and the index of patchiness (Lloyd, 1967).

The effect of the spatial distribution pattern of the host plant on the density, prevalence, mean intensity and aggregation of parasitoids of the gall maker was analyzed as described above on the same sampling sites, in the same years and with the same methods. From the galls collected from 44 quadrates altogether 8465 gall inducers, inquilines and parasitoids has emerged. Those species were regarded as parasitoids which usually develop on or in larvae of *D. rosae*, such like

O. mediator, *T. bedeguaris*, *G. stigma* and *P. bedeguaris*. On the basis of published data these are those parasitoids which are mostly the cause of the failure of the galler (Stille, 1984; Nordlander, 1973). There was calculated the abundance, prevalence, mean intensity and aggregation of parasitoids on three different levels: 10×10 meter quadrates, bushes and galls. In this way it was possible to find out how the parasitism by parasitoids is affected by the spatial distribution and density of the host plant of the galler. Also it was investigated the relationship between parasitoid density, distribution pattern and density of galls between quadrates and bushes. By these data it was possible to conclude if the host plant or the gall influences in a greater level the density of parasitoids, parasitism of galls.

Results and discussion

The effect of the inquiline

In average in five gall chambers per a gall occurred inquilines, less than 20 percent of gall chambers were infected by the inquiline and in every inquiline gall chamber were in average five inquiline chambers. The inquiline showed aggregated distribution among infected galls, rate of inquilinism decreased significantly with increasing gall size, while number of emerged inquiline adults showed independency from gall sizes. Gall diameter, number of emerged specimens and Shannon diversity showed significantly higher values in gall where the inquiline was present. In those galls where the inquiline species was present the positive relationship between gall size and emerged adults disappeared, number of emerged adults was completely independent from gall diameter, while in the case of inquiline-free galls in both sampling sites was a strong positive correlation between gall size and number of emerged specimens. It was proved that the presence of the inquiline species in the galls of *D. rosae* causes significant changes in the case of multilocular galls too. Regarding the effect caused by the inquiline, multilocular galls acted like multiples of unilocular ones, not as a unity which serves to its inducers more than a few advantages (László and Tóthmérész, 2006a).

The effect of the gall size

The eventual desiccation of gall tissues and the constant temperature had no effects on the failure of emerging from galls of hatched adults, because the comparison of emerging failure rates from galls kept under constant laboratory conditions and galls with emergence on field conditions revealed no significant

differences. In galls of *D. rosae* was recorded a high emergence failure percentage, which was almost as high as the percentage of emerged adults. Respective to mean clutch size the rate of escaping success of newly hatched gall wasp adults was 12.18%, while in average 8.18% of gall wasps were found dead in galls after dissections. Galls of *D. rosae* with a higher cell number showed a lesser frequency in the distribution of gall sizes than those with a smaller cell number. The number of emerged specimens and total number of parasitoids showed independence from the frequency distribution of gall chamber numbers. But the number of total specimens which failed emerging showed a significantly negative correlation with the frequency of the gall cell numbers. It was proved that the emerging success of the gall inducer, rate of emergence failure and parasitism shows independency from the frequency distribution of gall sizes. Optimal clutch size of *D. rosae* may be influenced by other variables, such as bird predation or offspring fitness in the lack of the significant influence of the parasitism, gall inducer emergence success and adult emerging failure (László and Tóthmérész, 2008).

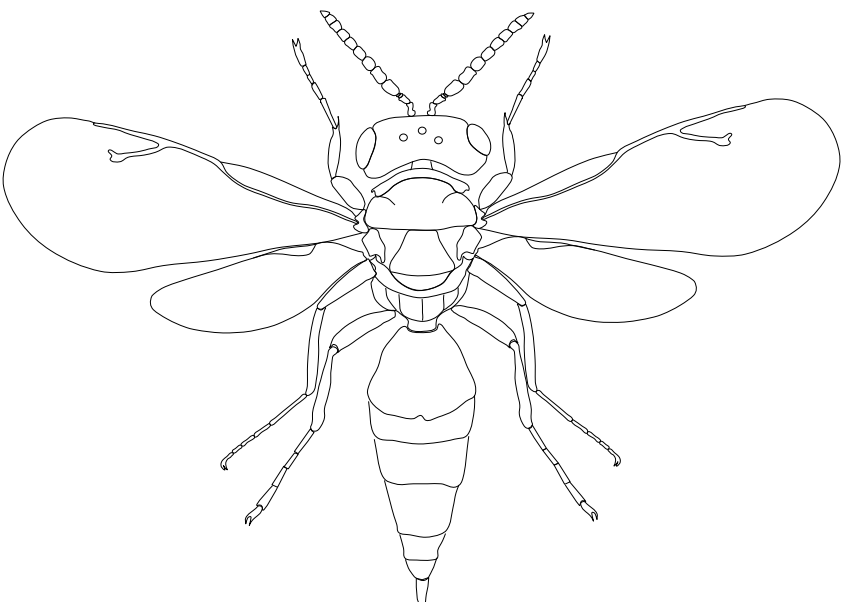
Effect of spatial distribution pattern of Rosa sp. on its infection by D. rosae

Rose bushes showed spatial aggregation and its aggregation is influenced by their density. As lesser bushes occurred on a given size of area they appeared more aggregated, and if bushes occurred in a higher density its spatial distribution pattern was uniform. Spatial distribution pattern of rose bushes on lower densities was highly correlated with scale, as bush density grew scale influence has lost from its significance. Aggregation of galls on bushes showed positive density dependence, which means that mean density of galls per bush decreased with the increasing bush density. The increase of spatial host plant density caused the increase of number of galls per a given size of area, but the mean density of galls per bush decreased. Size of parasitized bushes showed negative correlation with the increasing bush density, but gall density and aggregation per bush was independent from bush size. It was proved that prevalence of *D. rosae* depends on bush density, but gall intensity not (László and Tóthmérész, 2011).

Effect of Rosa sp. spatial distribution on the density of parasitoids of D. rosae

It was proved that species which have longer ovipositors emerge later, when the galls of the new generation of gall inducers have greater diameters, thus these species show adaptation to the penetration of thicker gall chambers and its walls (László and Tóthmérész, 2011a). Species with shorter ovipositors emerged sooner.

In the community of *D. rosae* density of parasitoids showed spatial scale dependent density dependence. It is known that at different spatial scales parasitoids could show density dependence, inverse density dependence and density independence. Parasitoids of *D. rosae* at the smallest spatial scale (within galls) showed density independence from the density of the gall inducers host plant. Prevalence and aggregation of parasitoids showed spatial scale dependent density dependence too. Only the intensity of parasitoids showed independence in each spatial scale. Density, prevalence and aggregation of parasitoids of *D. rosae* per a bush showed density dependence only at the bush scale, while at gall scale it showed density independence (László and Tóthmérész, 2011b).



- Abrahamson, W. G. és Weis, A. E. (1997) Evolutionary ecology across three trophic levels: goldenrods, gallmakers and natural enemies, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 456 pp.
- Altizer, S., Harvell, D. és Friedle, E. (2003) Rapid evolutionary dynamics and disease threats to biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 589–596.
- Ambrus, B. (1974) Cynipida–Gubacsok–Cecidia Cynipidarum. Magyarország állatvilága (Fauna Hungariae), 12. 1/a. Akadémiai Kiadó. Budapest. 119 oldal.
- Andrewartha, H. D. és Birch, L. C. (1954) The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 782 pp.
- Askew, R. R. (1960) Some observations on *Diplolepis rosae* (L.) (Hymenoptera: Cynipidae) and its parasites. *Entomologists Monthly Magazine*, 95: 191–192.
- Askew, R. R. (1961) On the biology of the inhabitants of oak galls of Cynipidae (Hymenoptera) in Britain. *Transactions of the Society for British Entomology*, 14: 237–268.
- Askew, R. R. (2005) A new European species of *Anastatus* Motschulsky (Hym., Eupelmidae). *Entomologist's Monthly Magazine*, 141: 215–218.
- Askew, R. R. és Nieves-Aldrey, J. L. (2005) A new genus and species of Pteromalidae (Hym., Chalcidoidea) from Spain, parasitic in cynipid galls on *Fumaria*. *Journal of Natural History*, 39: 2331–2338.
- Askew, R. R., Sadeghi, S. E. és Tavakoli, M. (2006) Chalcidoidea (Hym.) in galls of *Diplolepis mayri* (Schlechtendal) (Hym., Cynipidae) in Iran, with the description of a new species of *Pseudotorymus* (Hym., Torymidae). *Entomologist's Monthly Magazine*, 142: 1–6.
- Bach, C. E. (1984) Plant spatial pattern and herbivore population dynamics: plant factors affecting the movement pattern of a tropical cucurbit specialist (*Acalymma innubum*). *Ecology*, 65: 175–190.
- Baddeley, A. és Turner, R. (2005a) Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software*, 12: 1–42.
- Baddeley, A. és Turner, R. (2005b) Modelling spatial point patterns in R. In: A. Baddeley, P. Gregori, J. Mateu, R. Stoica, and D. Stoyan, (eds), *Case Studies in Spatial Point Pattern Modelling*, Lecture Notes in Statistics, 185: 23–74.
- Bergman, J. M. és Tingey, W. M. (1979) Aspects of interaction between plant genotypes and biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 25: 275–279.
- Bivand, R. és Gebhardt, A. (2000) Implementing functions for spatial, statistical analysis using the R language. *Journal of Geographical Systems*, 2: 307–317.
- Björkman, C. (2000) Interactive effects of host resistance and drought stress on the performance of a gall-making aphid living on Norway spruce. *Oecologia*, 123: 223–231.
- Blair, K. G. (1945) Notes on the economy of the rose-galls formed by *Rhodites* (Hymenoptera: Cynipidae). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (A)*, 20: 26–31.
- Brewer, J. W. és Johnson, P. R. (1977) Biology and parasitoids of *Contarinia coloradensis* Felt., a gall midge on ponderosa pine. *Marcellia*, 39: 391–398.

- Callan, E. Mc. C. (1940) On the occurrence of males of *Rhodites rosae* L. (Hymenoptera, Cynipidae). Proceedings of Royal Entomological Society of London (A), 15: 21–26.
- Clancy, K. M., Price, P. W. és Craig, T. P. (1986) Life history and natural enemies of an undescribed sawfly near *Pontania pacifica* (Hymenoptera: Tenthredinidae) that forms leaf galls on arroyo willow, *Salix lasiolepis*. Annals of the Entomological Society of America, 79: 884–892.
- Claridge, M. F. és Askew, R. R. (1960) Sibling species in the *Eurytoma rosae* group (Hymenoptera: Eurytomidae). Entomophaga, 5: 141–153.
- Crawley, M. (ed) (1997) Plant Ecology. 2nd ed., Blackwell Science, Cambridge, 717 pp.
- Cook, J. M., Rokas, A., Pagel, M. és Stone, G. N. (2002) Evolutionary shifts between host oak sections and host plant organs in *Andricus* gallwasps. Evolution, 56: 1821–1830.
- Cook, J. M. és Rasplus, J.-Y. The evolution of fig wasps and their interactions with Figures. Trends in Ecology and Evolution, 18: 241–248.
- Cornell, H. V. (1983) The secondary chemistry and complex morphology of galls formed by the Cynipinae. Why and how? American Midland Naturalist, 110: 225–234.
- Cornell, H. V. (1990) Survivorship, life history and concealment: a comparison of leaf miners and gall formers. American Naturalist, 136: 581–597.
- Crespi, B. J., Carmean, D. A. és Chapman, T. W. (1997) Ecology and evolution of galling thrips and their allies. Annual Review of Entomology, 42: 51–71.
- Crespi, B. J. és Worobey, M. (1998) Comparative analysis of gall morphology in Australian gall thrips: the evolution of extended phenotypes. Evolution, 52: 1686–1696.
- Cressie, N. (1993) Statistics for Spatial Data. John Wiley és Sons Inc., New York, U.S.A., 900 pp.
- Cronin, J. T. és Strong, D. R. (1999) Dispersal-dependent oviposition and population dynamics of a host and parasitoid. American Naturalist, 154: 23–36.
- Davey, M. R., Curtis, I. S., Gartland, K. M. A. és Power, J. B. (1994) Agrobacterium-induced crown gall and hairy root disease: their biology and application to plant genetic engineering. In: M. A. J. Williams (ed.), Plant Galls—Organisms, Interactions, Populations. Clarendon Press, pp. 9–56.
- Dawkins, R. (1982) The Extended Phenotype: The Gene as a Unit of Selection, Oxford University Press, 224 pp.
- Denarie, J., Debelle, F. és Prome, J. C. (1996) Rhizobium lipo-chitoooligosaccharide nodulation factors: signalling molecules mediating recognition and morphogenesis. Annual Review of Biochemistry, 65: 503–535.
- Doak, P. (2000) The effects of plant dispersion and prey density on parasitism rates in a naturally patchy habitat. Oecologia, 122: 556–567.
- Dobson, A. J. (1990) An Introduction to Generalized Linear Models. London: Chapman and Hall, 174 pp.
- Eady, R. D. és Quinlan, J. (1963) Hymenoptera, Cynipoidea: Key to families and subfamilies and Cynipinae (including galls). Handbooks for the identification of british insects. Royal Entomological Society of London. Vol. 8. Part 1 (a), 81 pp.

- Ehrlich, P. R. és Raven, P. H. (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18: 586–608.
- Erdős, J. (1960) Hymenoptera II, Chalcidoidea II. – In: Magyarország Állatvilága (Fauna Hungariae), 12, 3. Akadémiai Kiadó, Budapest, 230 pp.
- Fay, P.A., Hartnett D. C. és Knapp, A. K. (1993) Increased photosynthesis and water potentials in *Silphium integrifolium* galled by cynipid wasps. *Oecologia*, 93: 114–120.
- Fernandes, G. W. (1998) Hypersensitivity as a phenotypic basis of plant induced resistance against a galling insect (Diptera: Cecidomyiidae). *Environmental Entomology*, 27: 260–267.
- Foster, W. A. és Northcott, P. A. (1994) Galls and the evolution of social behaviour in aphids. In: M. A. J. Williams, (ed.), *Plant Galls: Organisms, Interactions, Populations*, Clarendon Press, pp. 161–182.
- Futuyama, D. és Slatkin, M. (eds) (1983) *Coevolution*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Gijswijt, M. J. (2003) Naamlijst van de Nederlandse bronswespen (Hym., Chalcidoidea). *Nederlandse Faunistische Mededelingen*, 18: 17–77.
- Godfray, H. C. J., Partridge, L. és Harvey, P. H. (1991) Clutch size. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22: 409–429.
- Hails, R. S. és Crawley, M. J. (1991) The population-dynamics of an alien insect - *Andricus quercuscalicis* (Hymenoptera, Cynipidae). *Journal of Animal Ecology*, 60: 545–562.
- Hails, R. S. és Crawley, M. J. (1992) Spatial density dependence in populations of a cynipid gall-former *Andricus quercuscalicis*. *Journal of Animal Ecology*, 61: 567–583.
- Hassell, M. P. és Southwood, T. R. E. (1978) Foraging strategies of insects. *Annual Review of Systematic Ecology*, 9: 75–98.
- Hasell, M. P. (1985) Insect natural enemies as regulating factors. *Journal of Animal Ecology*, 54: 323–334.
- Hastie, T. J. és Pregibon, D. (1992) Generalized linear models. In: J. M. Chambers and T. J. Hastie (eds) *Statistical Models in S*. Wadsworth & Brooks/Cole, Pacific Grove, CA, U.S.A., pp. 377–419.
- Hays, G. C. és Speakman, J. R. (1991) Reproductive investment and optimum clutch size of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *Journal of Animal Ecology*, 60: 455–462.
- Hayward, A. és Stone, G. N. (2005) Oak gall wasp communities: Evolution and ecology. *Basic and Applied Ecology*, 6: 435–443.
- Heads, P. A. és Lawton, J. H. (1983) Studies on the natural enemy complex of the holly leaf-miner: the effects of scale on the detection of aggregative processes and the implications for biological control. *Oikos*, 40: 267–276.
- Hedqvist, K.-J. (2003) Katalog över Svenska Chalcidoidea. *Entomologisk Tidskrift*, 124: 73–133.
- Higton, R. N. és Mabblerly, D. J. (1994) A willow gall from the galler's point of view. In: M. A. J., Williams (ed.), *Plant Galls–Organisms, Interactions, Populations*, Clarendon Press, pp. 301–312.

- Hochberg, Y. (1988) A sharper Bonferroni procedure for multiple tests of significance. *Biometrika*, 75: 800–803.
- Hollander, M. és Wolfe, D. A. (1973) *Nonparametric statistical inference*. New York: John Wiley & Sons, 503 pp.
- Ito, M. és Hijii, N. (2004) Roles of gall morphology in determining potential fecundity and avoidance of parasitoid attack in *Aphelonyx glanduliferae*. *Journal of Forest Research*, 9: 93–100.
- Jermey, T. (1984) Evolution of insect-hostplant relationships. *American Naturalist*, 124: 609–630.
- Jones, D. (1983) The influence of host density and gall shape on the survivorship of *Diastrophus kincaidii* Gill. (Hymenoptera: Cynipidae). *Canadian Journal of Zoology*, 61: 2138–2141.
- Kagata, H. és Ohgushi, T. (2004) Conflict between optimal clutch size for mothers and offspring in the leaf miner, *Leucoptera sinuella*. *Ecological Entomology*, 29: 429–436.
- Kareiva, P. (1983) Influence of vegetation texture on herbivore populations: resource concentration and herbivore movement. In: R. Denno and M. McClure (eds.), *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*, New York: Academic Press, pp. 259–289.
- Kareiva, P. M. (1987) Habitat fragmentation and the stability of predator-prey interactions. *Nature*, 362: 388–390.
- Kato, K. és Hijii, N. (1993) Optimal clutch size of the chestnut gall-wasp, *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu (Hymenoptera: Cynipidae). *Researches on Population Ecology*, 35: 1–14.
- Kitayama, K., Stinner, R. E. és Rabb, R. B. (1979) Effects of temperature, humidity, and soybean maturity on longevity and fecundity of the adult Mexican bean beetle, *Epilachna varivestis*. *Environmental Entomology*, 8: 458–464.
- Koenig, W. D. és Knops, J. M. H. (2002) The behavioral ecology of masting in oaks. In: W. J. McShea, W. M. Healy (eds.), *Oak forest management: ecology and management for wildlife*, John Hopkins University Press, Baltimore, MD, pp. 129–148.
- László, Z. (2001) The parasitic complex of *Diplolepis rosae* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera, Cynipidae): influencing factors and interspecific relationships. *Entomologica Romanica*, 6: 133–140.
- László, Z. (2002a) Pteromalidae from the Fertő-Hanság National Park (Hymenoptera: Chalcidoidea) I. The fauna of the Fertő-Hanság National Park, pp. 583–588.
- László, Z. (2002b) A tölgyek (*Quercus* sp.) egyes Cynipidae gubacsában élősködő fémfűrkész (Chalcidoidea) együttesek vizsgálata. *Collegium Biologicum*, 4: 41–52.
- László, Z. (2003a) Contributions to the study of chalcidoids (Hymenoptera, Chalcidoidea) from the surroundings of Cluj-Napoca, *Buletin de informare – Societatea Lepidopterologică Română*, 13: 119–124.
- László, Z. (2003b) Két tölgygubacs faj (Hymenoptera: Cynipidae) életközösségének vizsgálata és egy tanulmányozásukra használatos módszer tesztelése. *Múzeumi Füzetek*, 12: 114–124.

- László, Z. (2005) Description of a new species of *Dipara* Walker (Hymenoptera: Pteromalidae) from Hungary. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 51(3): 215–220.
- László, Z. (2006) Pteromalidae species new for the fauna of the Carpathian Basin (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Folia Entomologica Hungarica*, 67: 211–216.
- László, Z. és Tóthmérész, B. (2006a) Inquiline effects on a multilocular gall community. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 52(3): 61–70.
- László, Z. és Tóthmérész, B. (2006b) Rózsacserjék (*Rosa* spp.) térbeli mintázatának hatása a *Diplolepis rosae* általi parazitáltságra. *Természetvédelmi Közlemények*, 13: 233–240.
- László, Z. és Tóthmérész, B. (2008) Optimal clutch size of the gall wasp *Diplolepis rosae* (Hymenoptera: Cynipidae). *Entomologica Fennica*, 19: 168–175.
- László, Z. és Tóthmérész, B. (2011) Host plant aggregation involves uniform gall distribution and high prevalence: the case of wild roses and Bedeguar gall (*Diplolepis rosae*) wasps, *North-Western Journal of Zoology*, 7: 112–117.
- László, Z. és Tóthmérész, B. (2011a) Parasitism, phenology and sex ratio in galls of *Diplolepis rosae*. *Entomologica romanica*, 16: 33–38.
- László, Z. és Tóthmérész, B. (2011b) Parasitoids of the Bedeguar gall (*Diplolepis rosae*): effect of host scale on density and prevalence, *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 57(4): 219–232.
- LeBlanc, D. A. és Lacroix, C. R. (2001) Developmental potential of galls induced by *Diplolepis rosae* (Hymenoptera: Cynipidae) on the leaves of *Rosa virginiana* and the influence of *Periclistus* species on the *Diplolepis rosae* galls. *International Journal of Plant Science*, 162: 29–46.
- Leigh, E. G. Jr. és Windsor, D. M. (1991) Forest production and the regulation of primary consumers on Barro Colorado Island. In: E. G. Jr. Leigh, A. S. Rand és D. M. Windsor (eds.), *The ecology of a tropical forest*, Washington, Smithsonian Institution Press, pp. 111–122.
- Le Masurier, A. D. (1994) Costs and benefits of egg clustering in *Pieris brassicae*. *Journal of Animal Ecology*, 63: 677–685.
- Lewis, T. és Taylor, L. R. (1967) *Introduction to experimental ecology*. Academic Press, London, 401 pp.
- Liil, J. T. (1998) Density-dependent parasitism of the hackberry nipplegall maker (Homoptera: Psyllidae): a multi-scale analysis. *Environmental entomology*, 27: 657–661.
- Lloyd, M. (1967) Mean crowding. *Journal of Animal Ecology*, 36: 1–30.
- Machado, C.A., Jusselin, E., Kjellberg, F., Compton, S. G. és Herre, E. A. (2001) Phylogenetic relationships, historical biogeography and character evolution of fig-pollinating wasps. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268: 685–694.
- Maguire, L. A. (1983) Influence of collar patch size on population densities of Lepidopteran pests (Lepidoptera: Pieridae, Plutellidae). *Environmental Entomology*, 12: 1415–1419.
- McCullagh, P. és Nelder, J. A. (1989) *Generalized Linear Models*. London: Chapman and Hall, 511 pp.

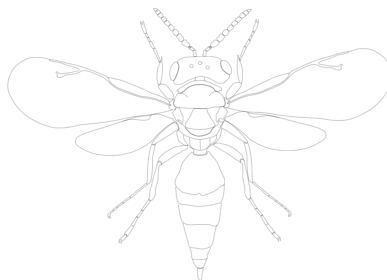
- Melika, G. (2006) Gall wasps of Ukraine. Cynipidae. Vol. 1-2. Vestnik zoologii, Kyiv, 644 pp.
- Memmott, J., Martinez, N. D. és Cohen, J. E. (2000) Predators, parasitoids and pathogens: species richness, trophic generality and body sizes in a natural food web. *Journal of Animal Ecology*, 69: 1–15.
- Mendez, J. és Mato, M. C. (1997) Methyl gallate and related polyphenols as auxin protectors. *Phytochemistry*, 44: 41–43.
- Milliken, G. A. és Johnson, D. E. (1984) *Analysis of Messy Data: Volume 1. Designed Experiments*. Van Nostrand Reinhold Company, New York, New York, 473 pp.
- Monaghan, P. és Nager R. G. (1997) Why don't birds lay more eggs? *Tree*, 12: 270–274.
- Morris, D. C., Schwarz M. P., Cooper, S. B. J. és Mound, L. A. (2002) Phylogenetics of Australian acacia thrips: the evolution of behaviour and ecology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 25: 278–292.
- Nicholson, A. J. (1933) The balance of animal populations. *Journal of Animal Ecology*, 2: 132–178.
- Nieves Aldrey, J. L. (1980) Datos sobre *Diplolepis rosae* L. (Hym., Cynipidae) y sus himenópteros parasitos en Salamanca. *Bolletín de la Asociacion Espanola de Entomologia*, 4: 107–113.
- Nordlander, G. (1973) Parasitic wasps in galls of *Diplolepis rosae* (L.) and *D. mayri* Schlecht. (Hymenoptera: Cynipidae) (Hym.: Ichneumonoidea, Chalcidoidea, Cynipoidea). *Entomologisk Tidskrift*, 94: 148–176.
- Noyes, J. S. (2003) Universal Chalcidoidea Database. World Wide Web electronic publication, www.nhm.ac.uk/entomology/chalcidoids/index.html.
- Nyman, T., Widmer, A. és Roininen, H. (2000) Evolution of gall morphology and host-plant associations in willow-feeding saw-flies (Hymenoptera: Tenthredinidae). *Evolution*, 54: 526–533.
- O'Connor, J. P., Nash, R. és Bouček, Z. (2000) A catalogue of the Irish Chalcidoidea (Hym.). Occasional Publication of the Irish Biogeographical Society, 6, 134 pp.
- Pacala, S. W., Hassell, M. P. és May, R. M. (1990) Host-parasitoid associations in patchy environments. *Nature*, 344: 150–153.
- Pellmyr, O. és Krenn, H. W. (2002) Origin of a complex key innovation in an obligate insect-plant mutualism. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 99: 5498–5502.
- Pellmyr, O. és Leebens-Mack, J. (1999) Forty million years of mutualism: molecular evidence for an Eocene origin of the yucca-yucca moth association. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, 96: 9178–9183.
- Pimentel, D. (1961) Species diversity and insect population outbreaks. *Annals of the Entomological Society of America*, 54: 76–86.
- Poulin, R. (1993) The disparity between observed and uniform distributions: a new look at parasite aggregation. *International Journal for Parasitology*, 23: 937–944.
- Price, P. W., Fernandes, G. W. és Waring, G. L. (1987) Adaptive nature of insect galls. *Environmental Entomology*, 16: 15–24.

- Price, P. W., Bouton, C. E., Gross, P., McPherson, B. A., Thompson, J. N. és Weis, A. E. (1980) Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 41–65.
- Pujade-Villar, J. (1994) Sobre las especies de pteromálidos (Hym., Pteromalidae) detectadas en agallas de *Diplolepis* sp. (Hym., Cynipidae) en Cataluña. *Orsis*, 9: 107–108.
- Puttler, B. és Triapitsyn, S. V. (2006) A new species of *Anagrus* (Hym., Mymaridae) from Missouri (USA), egg parasitoid of *Corythucha marmorata* (Hemiptera, Tingidae). *Entomological News*, 117: 25–30.
- R Development Core Team (2005) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. (<http://www.R-project.org>).
- Rausher, M. D. (2001) Co-evolution and plant resistance to natural enemies. *Nature*, 411: 857–864.
- Ray, C. és Hastings, A. (1996) Density dependence: are we searching at the wrong spatial scale? *Journal of Animal Ecology*, 65: 556–566.
- Rékási, J., Rózsa, L. és Kiss J. B. (1997) Patterns in the distribution of avian lice (Phthiraptera: Amblycera, Ischnocera). *Journal of Avian Biology*, 28: 150–156.
- Risch, S. J. (1981) Insect herbivore abundance in tropical monocultures and polycultures. An experimental test of two hypotheses. *Ecology*, 61: 1325–1340.
- Root, R. B. (1973) Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs*, 43: 95–124.
- Ronquist, F. és Liljeblad, J. (2001) Evolution of the gall wasp-host plant association. *Evolution*, 55: 2503–2522.
- Rowlingson, B. és Diggle, P. (1993) SplanCs: spatial point pattern analysis code in S-Plus. *Computers and Geosciences*, 19: 627–655.
- Rózsa, L., Reiczigel, J. és Majoros, G. (2000) Quantifying parasites in samples of hosts. *Journal of Parasitology*, 86: 228–232.
- Rózsa, L., Rékási, J. és Reiczigel, J. (1996) Relationship of host coloniality to the population ecology of avian lice (Insecta: Phthiraptera). *Journal of Animal Ecology*, 65: 242–248.
- Sandín, S. A. és Pacala, S. W. (2005) Fish aggregation results in inversely density-dependent predation on continuous coral reefs. *Ecology*, 86: 1520–1530.
- Sanver, D. és Hawkins, B. A. (2000) Galls as habitats: the inquiline communities of insect galls. *Basic and Applied Ecology*, 1: 3–11.
- Schäller, G. (1969) Untersuchungen zur erzeugung künstlicher Pflanzengallen. *Marcellia*, 35: 131–153.
- Schilthuizen, M. és Stouthamer, R. (1998) Distribution of *Wolbachia* among the guild associated with the parthenogenetic gall wasp *Diplolepis rosae*. *Heredity*, 81: 270–274.

- Schönrogge, K., Stone, G. N. és Crawley, M. J. (1995) Spatial and temporal variation in guild structure: parasitoids and inquilines of *Andricus quercuscalicis* (Hymenoptera: Cynipidae) in its native and alien ranges. *Oikos*, 72: 51–60.
- Schönrogge, K., Stone, G. N. és Crawley, M. J. (1996a) Alien herbivores and native parasitoids: rapid development of guild structure in an invading gall wasp, *Andricus quercuscalicis* (Hymenoptera: Cynipidae). *Ecological Entomology*, 21: 71–80.
- Schönrogge, K., Stone, G. N. és Crawley, M. J. (1996b) Abundance patterns and species richness of the parasitoids and inquilines of the alien gall former *Andricus quercuscalicis* Burgsdorf (Hymenoptera: Cynipidae). *Oikos*, 77: 507–518.
- Schönrogge, K., Walker, P. és Crawley, M. J. (2000) Parasitoid and inquiline attack in the galls of four alien, cynipid gall wasps: host switches and the effect on parasitoid sex ratios. *Ecological Entomology*, 25: 208–219.
- Schröder, D. (1967) *Diplolepis* (= *Rhodites*) *rosae* (Hymenoptera: Cynipidae) and a review of its parasite complex in Europe. Technical Bulletin of the Commonwealth Institute of Biological Control, 9: 93–131.
- Selås, V. (2003) Moth outbreaks in relation to oak masting and population levels of small mammals: an alternative explanation to the mammal predation hypothesis. *Population Ecology*, 45: 157–159.
- Shaw, R. G. és Mitchell-Olds, T. (1993) Anova for unbalanced data: an overview. *Ecology*, 74: 1638–1645.
- Sheehan, W. és Shelton, A. M. (1989) Parasitoid response to concentration of herbivore food plants: finding and leaving plants. *Ecology*, 70: 993–998.
- Shorthouse, J. D. és Rohfritsch, O. (eds) (1992) *Biology of Insect-induced Galls* Oxford University Press, 285 pp.
- Shorthouse, J. D. (1973) The insect community associated with rose galls of *Diplolepis polita* (Cynipidae, Hymenoptera). *Quaestiones. Entomologicae*, 9: 55–98.
- Shorthouse, J. D. (1980) Modification of galls of *Diplolepis polita* by the inquiline *Periclistus pirata*. *Bulletin of Botanical Society of France*, 127: 79–84.
- Shorthouse, J. D. (1998) Role of *Periclistus* (Hymenoptera: Cynipidae) inquilines in leaf galls of *Diplolepis* (Hymenoptera: Cynipidae) on wild roses in Canada. In: G. Csóka, W. J. Mattson, G. N. Stone and P. W. Price (eds.), *The biology of gall-inducing arthropods*. General Technical Report. NC-199. St. Paul, MN: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, North Central Research Station, pp. 61–81.
- Shorthouse, J. D. (2001) Galls induced by cynipid wasps of the genus *Diplolepis* (Cynipidae, Hymenoptera) on cultivated shrub roses in Canada. *Acta Horticulturae*, 547: 83–92.
- Shorthouse, J. D. és Brooks, S. E. (1998) Biology of the galler *Diplolepis rosae* (Hymenoptera: Cynipidae), its associated component community, and host shift to the shrub rose *Rosa rugosa*. *The Canadian Entomologist*, 130: 357–366.
- Shorthouse, J. D., Leggo, J. J., Sliva, M. D. és Lalonde, R. G. (2005) Has egg location influenced the radiation of *Diplolepis* (Hymenoptera: Cynipidae) gall wasps on wild roses? *Basic and Applied Ecology*, 6: 423–434.

- Sokal, R. R. és Rohlf, F. J. (1995) Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research, 3rd edn., W. H. Freeman és Co., New York, 887 pp.
- Stanton, M. L. (1982) Searching in a patchy environment: foodplant selection by *Colias p. eriphyle* butterflies. *Ecology*, 63: 839–853.
- St. John, M. G. (1998) Occurrence of Ca, Fe, K, Mg, N, Na, S, and P within rose-stem galls and ungalled wild roses: Implications for the nutrition hypothesis of gall evolution. Thesis submitted in partial fulfillment of the requirements for the degree of master of science in biology, School of graduate studies, Laurentian University, Sudbury, Ontario, Canada, 87 pp.
- Stern, D. L. (1995) Phylogenetic evidence that aphids, rather than plants, determine gall morphology. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences*, 260: 85–89.
- Stiling, P. D. (1987) The frequency of density dependence in insect host–parasitoid systems. *Ecology*, 68: 844–856.
- Stiling, P. D. és Strong, D. R. (1982) Egg density and the intensity of parasitism in *Prokelisia marginata* (Homoptera, Delphacidae). *Ecology*, 63: 1630–1635.
- Stille, B. (1984) The effect of hostplant and parasitoids on the reproductive success of the parthenogenetic gall wasp *Diplolepis rosae* (Hymenoptera: Cynipidae). *Oecologia*, 63: 364–369.
- Stone, G. N. és Cook, J. M. (1998) The structure of cynipid oak galls: patterns in the evolution of an extended phenotype. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences*, 265: 979–988.
- Stone, G. N. és Schönrogge, K. (2003) The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 512–522.
- Stone, G. N., Schönrogge, K., Atkinson, R. J., Bellido, D. és Pujade-Villar, J. (2002) The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Annual Review of Entomology*, 47: 633–668.
- Svensson, J.-E. (1995) Predation risk increases with clutch size in a Copepod. *Functional Ecology*, 9: 774–777.
- Tabuchi, K. és Amano, H. (2004) Impact of differential parasitoid attack on the number of chambers in multilocular galls of two closely related gall midges (Diptera: Cecidomyiidae). *Evolutionary Ecology Research*, 6: 695–707.
- Tahvanainen, J. O. és Root, R. B. (1972) The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia*, 10: 321–346.
- Thales Navigation (2002) User Manual, Meridian ® Series of GPS Receivers, 94 pp.
- Theis, N. és Lerchau, M. (2003) The evolution of function in plant secondary metabolites. *International Journal of Plant Science*, 164: S93–S102.
- Thompson, J. N. és Cunningham, B. M. (2002) Geographic structure and dynamics of coevolutionary selection. *Nature*, 417: 735–738.
- van Emden, H. F. (2002) Mechanisms of resistance: antibiosis, antixenosis, tolerance, nutrition. In: D. Pimentel (ed.), *Encyclopedia of Pest Management*, New York, 422 pp.

- Venables, W. N. és Ripley, B. D. (2002) Modern Applied Statistics with S. New York: Springer, 512 pp.
- Walde, S. J. és Murdoch, W. W. (1988) Spatial density dependence in parasitoids. Annual Review of Entomology, 33: 441–466.
- Waring, G. L. és Price, P. W. (1989) Parasitoid pressure and the radiation of a gall-forming group (Cecidomyiidae: *Asphondylia* spp.) on creosote bush (*Larrea tridentata*). Oecologia, 79: 293–299.
- Weis, A. E. (1983) Patterns of parasitism by *Torymus capitae* on hosts distributed in small patches. Journal of Animal Ecology, 52: 867–877.
- Weis, A. E. és Abrahamson, W. G. (1985) Potential selective pressures by parasitoids on a plant-herbivore interaction. Ecology, 66: 1261–1269.
- Weis, A. E., Price, P. W. és Lynch, M. (1983) Selective pressures on clutch size in the gall maker *Asteromyia carbonifera*. Ecology, 64: 688–695.
- Whitham, T. G. (1992) Ecology of *Pemphigus* gall aphids. In: J. D. Shorthouse and O. Rohfritsch (eds.), Biology of Insect-induced Galls, Oxford University Press, pp. 225–237.
- Wiebes-Rijks, A. A. és Shorthouse, J. D. (1992) Ecological relationships of insects inhabiting cynipid galls. In: J. D. Shorthouse and O. Rohfritsch (eds.), Biology of Insect-induced Galls, Oxford University Press, pp. 238–257.
- Williams, D. W. és Liebhold, A. M. (2000) Spatial scale and the detection of density dependence in spruce budworm outbreaks in eastern North America. Oecologia, 124: 544–552.
- Wilson, L. T. Gutierrez, A. P. és Hogg, D.B. (1982) Within-plant distribution of cabbage looper, *Trichoplusia ni* (Hübner) on cotton: development of a sampling plan for eggs. Environmental Entomology, 11: 251–254.
- Wright, S. P. (1992) Adjusted P-values for simultaneous inference. Biometrics, 48: 1005–1013.
- Yu, D. W. (2001) Parasites of mutualisms. Biological Journal of the Linnean Society, 72: 529–546.
- Zantoko, L. és Shukle, R. H. (1997) Genetics of virulence in the hessian fly to resistance gene H13 in wheat. Journal of Heredity, 88: 120–123.





ISBN: 978-606-37-0168-9